

SÉRIE A. N° 1325

N° D'ORDRE : 2194

THÈSES

PRÉSENTÉES A LA

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR LE GRADE DE

DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Mara LECHTOVA-TRNKA

1^{re} THÈSE

Étude sur les Bactéries des Légumineuses
et Observations sur quelques Champignons parasites des Nodosités

2^e THÈSE

Propositions données par la Faculté

Soutenues devant la Commission d'Examen,

le 11/3 1931

MM. DANGEARD	Président.
DEREIMS	} Examinateurs.
F. PICARD	

PARIS

IMPRIMERIE DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE

JOUE & C^{ie}, ÉDITEURS

15, RUE RACINE, 15

1931



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41552224_0038

SÉRIE A. N° 1325
N° D'ORDRE : 2194

THÈSES

PRÉSENTÉES A LA

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR LE GRADE DE

DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Mara LECHTOVA-TRNKA

1^{re} THÈSE

Étude sur les Bactéries des Légumineuses
et Observations sur quelques Champignons parasites des Nodosités

2^e THÈSE

Propositions données par la Faculté

Soutenues devant la Commission d'Examen,
le 1931

MM. DANGEARD *Président.*
DEREIMS } *Examineurs.*
F. PICARD..... }

—28—

PARIS

IMPRIMERIE DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE
JOUVE & C^{ie}, ÉDITEURS

15, RUE RACINE, 15

—
1931

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen Ch. MAURAIN, *Professeur*, Physique du globe.

Doyen honoraire . . . M. MOLLIARD.

Professeurs honoraires

H. LE CHATELIER.
H. LEBESGUE.
A. FERNBACH.
A. LEDUC.
E. HÉROUARD.

Professeurs

ÉMILE PICARD Analyse supérieure et algèbre supérieure
G. KOENIGS Mécanique physique et expérimentale.
E. GOURSAT Calcul différentiel et calcul intégral.
P. JANET Electrotechnique générale.
F. WALLERANT . . . Minéralogie.
P. PAINLEVÉ Mécanique analytique et mécanique céleste.
Gabriel BERTRAND . . Chimie biologique.
M^{me} P. CURIE Physique générale et radioactivité.
M. CAULLERY Zoologie (Évolution des êtres organisés).
G. URBAIN Chimie minérale.
Émile BOREL Calcul des probabilités et Physique mathém.
L. MARCHIS Aviation.
Jean PERRIN Chimie physique.
Rémy PERRIER Zoologie (Enseignement P.C.N.).
H. ABRAHAM Physique.
M. MOLLIARD Physiologie végétale.
E. CARTAN Géométrie supérieure.
L. LAPICQUE Physiologie générale.
E. VESSIOT Théorie des fonctions et des transformations.
A. COTTON Physique générale.
J. DRACH Application de l'analyse à la géométrie.
Charles FABRY Physique.
Charles PÉREZ Zoologie.
Léon BERTRAND . . . Géologie structurale et géologie appliquée.
R. LESPIEAU Théories chimiques.
E. RABAUD Biologie expérimentale.
P. PORTIER Physiologie comparée.
E. BLAISE Chimie organique.
P.-A. DANGEARD . . . Botanique.
P. WINTREBERT . . . Anatomie et histologie comparées.
O. DUBOSCQ Biologie maritime.
G. JULIA Mathématiques générales;
A. MAILHE Etude des combustibles.
Paul MONTEL Mécanique rationnelle.
L. LUTAUD Géographie physique et géologie dynamique
Eugène BLOCH Physique théorique et physique céleste.
Henri VILLAT Mécanique des fluides et applications.
Ch. JACOB Géologie.
P. PASCAL Chimie minérale
Léon BRILLOUIN . . . Théories physiques.
V. AUGER Chimie appliquée.
E. ESCLANGON Astronomie.
H. BÉNARD Physique (P. C. N.).
G. MAUGUIN Minéralogie.
L. BLARINGHEM . . . Botanique.



E. PÉCHARD . . .	Chimie (Ens ¹ P.C.N.).	A. GUILLIERMOND .	Botanique (P.C.N.)
M. GUICHARD . .	Chimie minérale.	A. DEBIERNE . . .	Radioactivité.
A. GUILLET . . .	Physique.	M. FRÉCHET . . .	Calcul des Probabilités et
A. MICHEL-LÉVY .	Pétrographie.		Physiques mathémat.
A. DERREIMS . .	Géologie.	M ^{me} RAMART-LUCAS.	Chimie organique.
A. DENJOY . . .	Calcul diff ¹ et intég ¹ .	PAUTHENIER . . .	Mécanique des fluides.
E. DARMOIS . . .	Physique.	BÉGIN	Mécanique des fluides.
C. BRCHAT . . .	Physique.	FOCH	Mécanique des fluides.
H. MOUTON . . .	Chimie physique.	VILLEY	Mécan. phys. et expér.
L. JOLEAUD . . .	Paléontologie.	De BROGLIE . . .	Théories physiques.
M. JAVILLIER . .	Chimie biologique.	LABROUSTE . . .	Physique du Globe.
A. DUFOUR . . .	Physique (P.C.N.).	FREUNDLER . . .	Chimie (P. C. N.).
F. PICARD, Zoologie	(Evol. des êtres organ.).	PRENANT	Zoologie.
ROBERT-LÉVY . .	Zoologie.	P. JOB	Chimie générale
L. DENOYER . . .	Optique appliquée.	CHRÉTIEN	Optique appliquée.

Secrétaire A. PACAUD.

A LA MÉMOIRE DE MES PARENTS

GUEORGUI LECHTOV ET SIMONA ENTCHEVA-LECHTOVA

ET DE MES BEAUX-PARENTS

CARL TRNKA ET MARIA PANOVA-TRNKA

ÉTUDE SUR LES BACTÉRIES DES LÉGUMINEUSES

et Observations sur quelques Champignons
parasites des Nodosités

par Mara LECHTOVA-TRNKA

P R É F A C E

Le travail que nous présentons est le résultat des recherches que nous poursuivons depuis quelques années au Laboratoire de Botanique de la Sorbonne, sous la direction du professeur P. A. DANGEARD.

Avant même d'exposer le plan que nous allons suivre, nous tenons à exprimer toute la gratitude et la reconnaissance que nous devons à ce Maître pour ses précieux conseils et surtout son inlassable bienveillance. Nous en sommes d'autant plus touchée car bien qu'étant étrangère, nous avons joui au même titre que les Français de l'agréable ambiance de ce Laboratoire et de l'obligeance de son Directeur. Nous remercions également notre Maître de l'aide matérielle qu'il nous accorde en acceptant de publier ce travail dans *Le Botaniste*.

Nos sentiments de gratitude vont aussi à la mémoire du professeur MIRANDE de la Faculté de Grenoble qui a beaucoup fait pour orienter nos études vers la Botanique.

Nous gardons un souvenir respectueux à notre Maître M. le professeur Dr ST. PETKOFF de l'Université de Sofia, qui nous a toujours encouragé dans notre travail.

Nous remercions M. AUG. CHEVALIER, professeur au Muséum, de l'obligeance qu'il nous a témoignée en nous

procurant un matériel intéressant et en mettant sa bibliothèque à notre disposition.

Nous sommes reconnaissante au Doyen de la Faculté de Clermont-Ferrand M. le professeur F. MOREAU et à Mme MOREAU, assistante, dont l'aimable hospitalité à la station biologique de Besse en Chandesse nous a permis de réunir quelques matériaux très précieux à notre travail et de passer un séjour agréable dans la montagne, tout en profitant des leçons de ces deux savants botanistes.

Nous tenons encore à remercier les assistants MM. BUCHET et PIERRE DANGEARD qui nous firent profiter maintes fois de leur expérience du Laboratoire.

Enfin, les noms de nos camarades MM. R. KUHNER, R. CAZALAS, P. GAVAUDAN et M. CLEMENCET, restent liés au meilleur souvenir que nous garderons du Laboratoire de la Sorbonne, où règne une agréable atmosphère de travail et d'amitié.

Une grande partie de notre matériel provient de la maison VILMORIN, dont nous remercions la direction pour l'accueil parfait qu'elle réserve aux travailleurs scientifiques.

INTRODUCTION

En 1926 M. P. A. DANGEARD publiait un important mémoire sur les Tubercules radicaux des *Légumineuses* et mettait au point cette intéressante question où s'étaient introduites tant de notions erronées. Comme son étude portait plus spécialement sur des espèces herbacées appartenant uniquement aux *Papilionacées*, nous avons voulu continuer les mêmes recherches sur des espèces ligneuses appartenant aux trois grands sous-familles de *Légumineuses* : les *Papilionacées*, les *Caesalpiniées* et les *Mimosées*. Nous avons, cependant, dans notre matériel quelques échantillons herbacés, qui ont retenu notre attention, comme par exemple les tubercules d'*Arachis hypogaea* L. etc.

Dans notre étude nous avons suivi les relations qui s'établissent entre les Bactéries et l'hôte, les modifications qui se produisent dans les cellules envahies et l'évolution du microorganisme dans ces dernières. Dans ce travail, nous avons pu aborder ce problème si capital en Agronomie que présente la symbiose de certaines Bactéries fixatrices d'azote libre de l'air avec les racines des *Légumineuses*. En outre, nous avons décrit deux champignons qui se trouvaient également dans les tubercules.

Après l'historique de la question nous donnerons un bref aperçu de la structure d'un tubercule et nous rappellerons la terminologie des différentes parties qui le constituent. Ensuite dans un court chapitre nous ferons l'exposé sommaire de la technique que nous avons employée pendant nos recherches. La première partie de ce travail comprend la description des nodosités des différentes *Légumineuses*.

à noter au point de vue scientifique concernant les tubercules des *Légumineuses*. L'attention se porte seulement sur leur présence, et on fait des suppositions théoriques sur leur fonction et sur leur structure. L'opinion générale par conséquent a été que ces tubercules se forment sans aucune intervention d'un organisme quelconque. Cette période a été suivie de nombreux travaux dont l'objet était non seulement de prouver que les tubercules se formaient uniquement en présence d'un microorganisme, mais encore de se prononcer sur la nature de ce dernier. Les belles découvertes de LAWES et GILBERT (1860) et surtout de HELLRIEGEL et WILLFARTH (qui ont pour point de départ la différence entre l'azote fourni et l'azote assimilé de certaines plantes) en montrant qu'il y a une relation entre les microorganismes des tubercules et l'assimilation de l'azote de l'air par les *Légumineuses* ont rendu la question de ces formations encore plus intéressante et les recherches sur ce sujet se multiplièrent.

WORONINE (1867) en étudiant les excroissances des racines d'*Alnus glutinosa* et les tubercules du Lupin trouva que ces deux formations sont produites par un organisme étranger. Dans l'Aune c'est un champignon qu'il nomme *Schinzia Alni*; dans le Lupin ce sont des corpuscules ayant une longueur de $1,6\ \mu$ à $2,8\ \mu$, et qui ressemblent aux *Bactéries*. Voilà comment il les décrit : « sous tous les rapports, ils ont la plus grande ressemblance avec ces organismes de nature douteuse, qu'on désigne sous le nom de : *Bactérium* Duj. ; *Vibrio* Ehrbg., *Zoogloea* Cohn, et l'on pourra sans violenter les analogies les ranger dans la même classe. »

Comme l'a bien remarqué M. P. A. DANGEARD : « *Ce savant, dès cette époque, avait entrevu une partie de la vérité* ».

ERIKSSON (1874) qui observe le premier les filaments muqueux (porteurs de *Bactéries*) et leurs renflements terminaux, ainsi que les formes ramifiées des bâtonnets,

conclut à une nature mycélienne du microorganisme des tubercules. Des travaux scientifiques des auteurs que nous allons citer plus bas, il ressort très nettement combien ces derniers ont été embarrassés devant les aspects aussi différents (filaments muqueux, bâtonnets, éléments ramifiés en forme de X, S ou Y) sous lesquels se présentent les Bactéries des *Légumineuses*.

PRILLIEUX (1879) admet que ces formes ramifiées sont des productions du filament muqueux qui n'est qu'un plasmodium, KNY les prend pour des spores d'un *Myxomycète*, et FRANK pour des corpuscules de provenance mycélienne.

BRUNCHORST (1885) sépare l'origine de ces deux formations, les filaments appartiennent à un champignon, tandis que les corpuscules ramifiés ne sont qu'une différenciation du protoplasme. C'est lui qui leur a donné le nom de « *Bactéroïdes* ».

Il y a eu aussi toute une controverse à propos des filaments muqueux. TSCHIRCH (1887) veut qu'ils soient aussi des différenciations protoplasmiques. PICI et VUILLEMIN croient que les filaments ont des parois cellulosiques. Enfin FRANK en fait son « *Schinzia Leguminosarum* » et VUILLEMIN (1888) sont « *Cladochytrium tuberculorum* ».

Peu de temps après BEIJERINCK (1888) réussit à isoler le microorganisme des tubercules, un bâtonnet plus ou moins long et ramifié. Ces bâtonnets pénètrent par les poils de la racine à l'aide des « infectionschlauche ». FRANK publie de nouveau un travail sur la même question mais déjà il compare le microorganisme à un *Micrococcus* et l'appelle « *Rhizobium Leguminosarum* », tandis que MOORE l'identifie à un *Bacille* et lui donne le nom de « *Pseudomonas radicola* ». Le travail de GINO DE ROSSI (1907) confirme la nature bactérienne du *Rhizobium*.

Une fois fixés sur la nature du microorganisme les savants se proposent de voir s'il s'agit d'une seule espèce de Bactérie qui infeste les tubercules radicaux, ou s'il y

a plusieurs espèces répondant chacune à un groupe de *Légumineuses*. De nombreuses recherches ont été faites dans cet ordre d'idées.

Enfin vient la période des expériences se rapportant à la possibilité d'une utilité pratique de ces microorganismes fixateurs d'azote. Citons les travaux de MAZÉ, de BRÉAL, NOBÉ, MOORE etc.

Entre temps cependant PORTIER s'efforce à bouleverser tous ces résultats par sa théorie des symbiotes. D'après ce savant, les mitochondries des cellules en général ne sont que des Bactéries symbiotiques, et les Bactéries des *Légumineuses* des « mitochondries encore imparfaitement adaptées à la vie cellulaire et capables d'être séparées de l'élément qui les héberge : des protomitochondries, qui dans la suite des siècles, pourront subir progressivement une adaptation parfaite qui les rendra entièrement semblables aux mitochondries classiques ».

Après cet exposé sommaire on se rend à peine compte de toute la controverse qui a soulevé la question des Bactéries des *Légumineuses* que M. P. A. DANGEARD a cherché d'élucider à son tour dans son important travail sur les tubercules radicaux des *Légumineuses*. Ce savant s'est arrêté longtemps sur l'anatomie des nodosités, sur la pénétration du filament muqueux dans les cellules hospitalières, sur l'évolution des Bactéries, les réactions des cellules envahies et de leurs noyaux etc. Il nous donne également une classification des différentes espèces de Bactéries qu'il a observées dans les tubercules radicaux. C'est dans ce sens que nous avons orienté nos propres recherches.

APERÇU GÉNÉRAL SUR LA STRUCTURE DES TUBERCULES RADICAUX ET LA TERMINOLOGIE QUI S'Y RAPPORTE.

Les nodosités qu'on trouve sur les racines et les radicules des *Légumineuses* affectent souvent des formes très différentes : arrondies, ovoïdes, allongées, coralloïdes ou digitées. En laissant de côté toutes les fausses interprétations qui les représentent comme des galles ou des bourgeons etc. nous nous rallions à l'opinion des auteurs qui les considèrent comme des radicules modifiées par la présence d'un microorganisme. Leur anatomie a fait objet des recherches de la part de VAN TIEGHEM, VUILLEMIN et LAURENT. Tout dernièrement M. P. A. DANGEARD lui a consacré une large étude. Voilà comment il explique la naissance de ces nodosités : « *Ces formations apparaissent aux endroits où la Bactérie réussit à pénétrer par l'intermédiaire d'une zooglée d'un filament muqueux, à travers l'écorce d'une racine jusqu'au péricycle : l'excitation produite par la sécrétion ou la toxine bactérienne, détermine la prolifération des cellules péricycliques qui se comportent, tout au moins au début, comme s'il s'agissait de la production d'une véritable racine, mais la structure ultérieure du tubercule ne rappelle parfois que de très loin cette origine* »...

Au début du développement d'une radicule, les tissus d'origine péricyclique donnent le cylindre central et l'écorce. Dans le cas d'un tubercule ils forment une masse parenchymateuse centrale, ou médulle, qui héberge le microorganisme et qui est entourée par quelques assises également parenchymateuses ou écorce du tubercule. Donc la médulle et l'écorce du tubercule sont formées par

des tissus d'origine péricyclique. La médulle comprend des cellules plus ou moins hypertrophiées contenant des Bactéries, ce sont les cellules spéciales, et des cellules indemnes d'infestation, mais souvent pleines d'amidon qui sont les cellules intermédiaires. La partie centrale du tubercule c'est-à-dire la médulle et l'écorce est entourée d'une première enveloppe appelée « voile », qui n'est qu'une extension de l'endoderme de la racine. Le voile correspond à la poche digestive que VAN TIEGHEM a décrit pour les jeunes radicelles, mais il diffère cependant de cette formation en ce que la poche digestive est transitoire, tandis que le voile est une formation persistante. Enfin la dernière enveloppe, celle qui vient après le voile et qu'on nomme manteau n'est que le prolongement de l'écorce de la racine, dont les cellules se sont multipliées et ont persisté tout autour du tubercule. Dans l'écorce du tubercule se trouvent les faisceaux conducteurs de ce dernier. VAN TIEGHEM considère les cordons libéraux-ligneux comme des stèles binaires, et le tubercule comme une radicelle polystélisque, il ajoute aussi que l'un des deux faisceaux libériens tourné du côté de la périphérie du tubercule fait souvent défaut, et les faisceaux ligneux sont alors adossés au péricycle. Comme M. P. A. DANGEARD le remarque, la prétendue stèle binaire se trouve réduite à un seul faisceau libérien, et le double faisceau ligneux n'est représenté que par un îlot de bois dans lequel il est tout à fait impossible de reconnaître deux pôles ligneux. Le même auteur conclut : « *En attendant la publication d'une étude anatomique d'ensemble de ces tubercules qui ne rentrait pas dans le plan de ce mémoire, il n'y a aucun inconvénient, semble-t-il, à désigner selon les cas, les cordons libéraux-ligneux sous le nom de faisceaux ou de stèles* ».

TERMINOLOGIE DES ÉLÉMENTS CELLULAIRES.

On sait que la théorie du Chondriome groupait indifféremment les éléments cellulaires, à part les noyaux, sous le nom de : Mitochondries, Chondriocoques ou Chondriomites. Les travaux classiques de M. P. A. DANGEARD et de M. P. DANGEARD ont montré que sous le nom de Chondriome on confondait trois formations différentes : Plastidome, Cytome et Vacuome.

Le Plastidome comprend les plastes qui d'après leur forme peuvent être des Sphéropastes, des Discoplastes ou des Mitoplastes.

Le Cytome est l'ensemble des Cytosomes (Mitochondries inactives des chondriosomistes) qui peuvent également être appelés Sphérosomes ou Mitosomes.

Le Vacuome réunit les vacuoles ordinaires et les vacuoles élémentaires ou métachromes. A la solution colloïdale des vacuoles (chromidium) susceptible de précipiter après l'emploi des fixateurs, le même auteur réserve le nom d'endochromidies.

TECHNIQUE

Nos observations ont porté presque exclusivement sur des échantillons fixés, inclus dans la paraffine et colorés suivant les méthodes histologiques usuelles.

Nous avons tenté quelques observations sur le vivant, mais notre matériel se prêtait peu à cette étude. Nous avons employé comme colorants vitaux : le rouge neutre, et le bleu de Crésyl.

A. — *FIXATION*

Nous avons expérimenté de nombreux fixateurs, nous citerons ici ceux qui nous ont donné les meilleurs résultats.

Liquide de REGAUD :

Bichromate de potasse 3 %..	4 parties
Formol commercial à 40 %...	1 partie

Les objets restés 8 jours dans le Regaud, étaient changés tous les deux jours, après quoi ils étaient transportés pour deux semaines dans le bichromate de potasse à 3 %.

Ce fixateur nous a donné d'excellents résultats, et c'est celui que nous avons employé de préférence pour l'étude des Bactéries. En effet, la contraction des tissus étant négligeable le microorganisme conserve ses dimensions réelles.

Liquide de BOVIN :

Acide picrique à saturation.....	70
Formol commercial à 40 %.....	25
Acide acétique.....	5
Durée de la fixation	48 heures.

Les Bactéries subissent une notable contraction, mais ce fixateur nous a permis d'observer la structure des noyaux dans les cellules du méristème, ainsi que dans les autres cellules des tubercules.

Liquide de FLEMMING :

Acide osmique à 1 %.....	1 partie
Acide chromique à 2 %.....	1 partie
Acide acétique	1 goutte

Durée de la fixation 36 heures.

Nous avons généralement évité l'emploi des mélanges osmiés, bien qu'ils donnent de bonnes fixations nucléaires, car les importantes précipitations qu'il provoque nuisent à l'observation des Bactéries.

Liquide de NAWASCHIN :

Acide chromique à 1 %.....	10 volumes
Formol commercial à 40 %.....	4 volumes
Acide acétique.....	1 volume

Durée de la fixation 48 heures.

C'est un bon fixateur du noyau.

L'alcool absolu et surtout le formol dilué nous ont donné d'excellents résultats pour les éléments bactériens.

B. — *LAVAGE*

Toutes nos fixations, ont été suivies d'un lavage à l'eau courante pendant 24 heures, les objets étant renfermés dans des manchons en porcelaine perforée.

C — *COLORATION*

Notre colorant de choix a été l'Hématoxyline de HEIDENHEIN avec mordantage et régression à l'Alun de fer

ammoniacal. Nous avons employé la formule suivante :

Hématoxyline cristallisée	1 gramme
Glycérine	10 cmc.
Alcool éthylique à 95°	10 cmc.
Eau distillée	80 cmc.

Les préparations étaient portées dans l'hématoxyline après un mordantage de 24 heures dans l'alun à 4 %. Elles restaient dans le colorant pendant au moins 24 heures également. Nous avons souvent combiné d'autres colorants à l'hématoxyline, par exemple la Safranine suivie d'une troisième coloration au Picro-indigo-carmin. Cette triple coloration donnait aux Bactéries une teinte brun-acajou très caractéristique.

Nous avons employé fréquemment la triple coloration de FLEMMING, même après fixation au REGAUD. Elle nous a donné de très bonnes préparations, où les jeunes éléments bactériens se coloraient en violet, ceux qui étaient plus âgés prenaient la Safranine et les Bactéries en voie de digestion retenaient l'Orange G. Pour l'application de cette coloration nous avons suivi la méthode ci-dessous :

Les préparations sont mises dans :

1. La Safranine pendant une journée
2. lavage à alcool absolu puis à l'eau
3. Violet de Gentiane pendant 10 minutes
4. lavage à l'eau
5. Orange G. pendant quelques instants
6. lavage à alcool absolu
7. Différenciation à Essence de Girofle
8. lavage au Xylol.
9. montage au baume du Canada.

Enfin nous avons employé encore la double coloration : Fuchsine acide-Vert de Méthyle.

LEGUMINOSAE

TAUBERT in ENGLER und PRANTL

- MIMOSOIDEAE {
1. *INGEAE.*
 2. *ACACIEAE.*
 3. *EUMIMOSEAE.*
 4. *ADENANTHEREAE.*
 5. *PIPTADENIEAE.*
 6. *PARKIEAE.*

- CAESALPINIOIDEAE {
1. *DIMORPHANDREAE.*
 2. *CYNOMETREAE.*
 3. *AMHERSTIEAE.*
 4. *BAUHINIEAE.*
 5. *CASSIEAE.*
 6. *KRAMERIEAE.*
 7. *EUCAESALPINIEAE.*
 8. *SCLEROLOBIEAE.*
 9. *TOUNATEAE.*

1. *SOPHOREAE.*
2. *PODALYRIEAE.*
3. *GENISTEAE.*
4. *TRIFOLIEAE.*
5. *LOTEAE.*

LIPARIINAE.
BOSSIAEINAE.
CROTALARIINAE.
SPARTIINAE.
CYTISINAE.

- PAPILIONATAE {
6. *GALEGEAE.*

INDIGOFERINAE.
PRORALIINAE.
BRONGNIARTIINAE.
TEPHROSINAE.
ROBINIINAE.
COLUTEINAE.
ASTRAGALINAE.

7. *HEDYSAREAE.*
8. *DALBERGIEAE.*
9. *VICIEAE.*

CORONILLINAE.
EUCHEDYSARINAE.
AESCHYNOMENINAE.
PATAGONIINAE.
STYLOSANTHINAE.
DESMODIINAE.

10. *PHASEOLEAE.*

PTEROCARPINAE.
LONCHOCARPINAE.
GEOFFRAEIIINAE.
ANOMALAE.

GLYCININAE.
ERYTHRININAE.
GALACTINAE.
DIOCLEINAE.
CAJANINAE.
PHASEOLINAE.

PREMIÈRE PARTIE

LEGUMINOSAE JUSSIEU.

(Taubert in Engler und Prantl.)

MIMOSOIDEAE

INGEAE

Albizzia Species.

L'*Albizzia* sp. dont nous avons étudié les tubercules était un grand arbre, très gracieux, qui poussait au jardin de la villa Thuret, presque au bord de la Méditerranée. Nous avons déterré une racine, dont les radicelles possédaient quelques nodosités saupoudrées d'une pruine blanchâtre. Les petits tubercules affectaient une forme globuleuse et les gros étaient plutôt lobés. Cette récolte a été effectuée le 9 octobre 1930 et nous avons fixé ce matériel au FLEMMING et au REGAUD. Nos préparations ont été colorées à l'Hématoxyline de HEIDENHEIN, et par la triple coloration de FLEMMING.

Les coupes longitudinales et transversales ont la structure nettement caractéristique d'un tubercule de *Légumineuse*. Au centre, la médulle avec ses cellules spéciales et intermédiaires est entourée de quelques rangées de cellules parenchymateuses qui constituent l'écorce du tuber-

cule et indiquent la limite des tissus d'origine pericyclique. L'endoderme de la racine, qui prend une grande extension enveloppe la partie centrale du tubercule et forme ce que M. P. A. DANGEARD appelle « le voile ». Les cellules de ce dernier contiennent de nombreuses précipitations de tannoïdes appartenant au vacuome. Enfin la dernière enveloppe du tubercule qui n'est qu'une extension de l'écorce de la racine et qui porte le nom de manteau est composée de quelques assises de cellules à membranes épaisses. Dans l'écorce du tubercule nous trouvons un certain nombre de faisceaux collatéraux à bois externe et à liber interne entourés d'un péricycle et d'un endoderme complet. Les cellules ligneuses se colorent en beau rose foncé par la safranine. Nous avons compté de 4 à 16 cellules ligneuses par faisceau.

Les tubercules d'*Abbizzia* présentent souvent des médulles secondaires ; c'est-à-dire que la médulle proprement dite est divisée en îlots par des rangées de cellules parenchymateuses qui la sillonnent. Ces cellules sont identiques à celles qui forment, comme nous l'avons indiqué plus haut, l'écorce du tubercule.

Certaines cellules spéciales subissent une forte hypertrophie. Ainsi, nous avons mesuré à côté de cellules hospitalières d'une longueur de 30μ d'autres de 400μ . Les cellules hypertrophiées les plus volumineuses possèdent une grande vacuole centrale ou 2 ou 3 plus petites. Leur noyau, également hypertrophié, a une structure réticulée et une membrane bien nette et chromatique. Dans les jeunes cellules envahies, son nucléole ne représente qu'une petite sphère très chromatique, alors que celui des cellules plus âgées bourgeonne et se désagrège petit à petit. Quand la Bactérie est presque entièrement digérée, le noyau est aussi complètement détruit et quelquefois il n'en persiste qu'une petite tache chromatique.

La forme initiale de la Bactérie est celle de courts bâtonnets qui après l'évolution subie dans la cellule hospita-

lière, deviennent plus allongés, plus gros, s'arrondissent, perdent peu à peu leur chromophilie et se vacuolisent. Après la digestion il ne reste du microorganisme qu'un amas amorphe et incolore. La plupart des Bactéries affectent au dernier stade de leur évolution la forme de petites sphères, mais souvent la digestion se produit avant et toutes les Bactéries ne se transforment pas en sphérules (Pl. XXIV, Fig. 1).

Dans la médulle, à côté des cellules envahies, nous en trouvons d'autres beaucoup plus petites où la Bactérie n'a pas pénétré. Ces cellules, que nous appelons des cellules intermédiaires, possèdent quelques grains d'amidon et beaucoup de cytosomes. Ceux-ci sont facilement discernables lorsqu'une faible plasmolyse a détaché légèrement le protoplasme de la membrane cellulaire. Dans ce cas-là les cytosomes, placés à la périphérie, constituent un cercle limitant le cytoplasme. (Pl. XXIV, Fig. 2). Les cellules de l'écorce contiennent également des grains d'amidon simples et composés.

Les tubercules fixés au REGAUD nous ont montré un aspect identique à celui des précédents fixés au FLEMMING. Même après fixation au REGAUD la triple coloration (Safranine, Violet de Gentiane et Orange G.) nous a donné de magnifiques préparations. Le protoplasme se colore en jaune foncé et les Bactéries en rouge violacé, ce qui nous permet de définir très bien leur forme et leur taille. Le microorganisme, sous sa forme initiale, ne dépasse pas $1,2\ \mu$, mais après l'évolution il atteint $3,5\ \mu$.

Certaines cellules spéciales remplies entièrement par la Bactérie ne paraissent pas, à première vue, contenir de vacuoles ; dans ce cas-là nous apercevons parfois que la masse bactérienne est sillonnée de travées incolores et parallèles d'apparence vacuolaire (Pl. XXIV, Fig. 3). Quelquefois ces cellules spéciales, sans vacuoles, en grands, îlots donnent l'impression d'une nappe de Bactéries.

Au sommet, de jeunes tubercules, nous avons remarqué le filament muqueux, avec deux rangées de Bactéries très chromatiques (Pl. XXIV, Fig. 4).

Les cellules spéciales ne subissent pas seulement une grande hypertrophie, mais sont souvent très déformées (Pl. XXIV, Fig. 5).

Ici nous avons l'impression que l'hôte utilise bien les produits de la digestion des Bactéries et que la destruction du tubercule survient seulement après celle du microorganisme.

Nous signalerons encore que dans un des tubercules fixé au FLEMMING nous avons trouvé des filaments mycéliens qui pénétraient jusqu'à la médulle.

Albizzia Lebbek Benth (1).

Les fines radicules portaient de petits renflements terminaux (Pl. XXIV, Fig. 6) qui n'avaient pas l'aspect de véritables tubercules. Le matériel a été fixé au REGAUD. Ces renflements ont une structure cependant identique à celle des nodosités de toutes les *Légumineuses*.

La Bactérie évolue en donnant de gros bâtonnets recourbés et dilatés à une de ses extrémités, ou en sphérules plus ou moins régulières, après, ces formes se vacuolisent et sont digérées (Pl. XXIV, Fig. 7).

Il est important de noter que nous avons observé des Bactéries dans quelques cellules d'un faisceau. Nous avons pu voir très nettement ces Bactéries grâce à l'Hématoxyline suivie d'une coloration à la safranine et au picro-indigo-carmin. La Bactérie seule est colorée en rouge brun très caractéristique (Pl. XXIV, Fig. 8).

En un mot nous n'avons observé aucune différence avec les tubercules de l'espèce précédente d'*Albizzia* sp.

1. Arbre cultivé au jardin de Villa Thuret, Cap d'Antibes, A. M. Octobre 1930.

* * *

Enterolobium Timbouva Mart.

Sur les radicelles d'un pied d'*Enterolobium Timbouva*, cultivé dans les serres du Muséum d'Histoire Naturelle, nous avons trouvé un seul tubercule, de forme ovoïde, que nous avons fixé au REGAUD. Ce matériel était insuffisant pour une étude plus complète. Les cellules spéciales sont remplies de Bactéries en forme de bâtonnets courts et



Fig. 1. — Filaments mycéliens inter et intra-cellulaires
dans un tubercule
d'*Enterolobium Timbouva* Mart.

fins. Ces organismes mesurent à peine $1,5\ \mu$ de longueur. La présence d'une grande quantité de filaments mycéliens compliquait l'étude de cet unique tubercule ; ces derniers le pénétraient un peu partout. Ils envahissaient des cellules entières en parcourant aussi les espaces intercellulaires. Certains filaments ont un diamètre de 3 à $4\ \mu$, d'autres seulement $1,5\ \mu$. Les noyaux à l'intérieur de ces hyphes sont très visibles (Fig. 1).

*
* *
*

Pithecolobium brevifolium Benth. (1).

Les racines étaient boursouflées de place en place. La fixation nous a montré qu'il ne s'agissait pas de véritables tubercules bactériens.

ACACIEAE

Un séjour sur la côte d'azur nous a permis de nous procurer une quantité de tubercules de différentes espèces d'*Acacia*, cultivées dans une pépinière à Fréjus. Ces arbres possédaient sur leurs racines et radicelles de nombreuses nodosités. Le matériel a été récolté au mois d'août 1927 et à la même saison de l'année suivante. Nous avons employé plusieurs fixateurs.

Acacia Bynoeana Benth.

Nodosités fixées au FLEMMING. La médulle renferme des cellules spéciales et des cellules intermédiaires. Ces dernières sont plus nombreuses que les cellules hospitalières.

Les Bactéries occupent le centre de ces dernières et quelquefois sont réunies par petits groupes (Fig. 2). Mais souvent nous les trouvons même dans les espaces intercellulaires. La Bactérie sous sa forme initiale est représentée par un bâtonnet de $0,6\ \mu$ à peine, qu'on pourrait presque prendre pour un microcoque. Plus tard ce bâtonnet s'allonge et mesure $1,5\ \mu$. Le noyau cellulaire s'hypertrophie et se trouve rapidement détruit.

Nous avons observé un phénomène assez intéressant

1. Jardin de Villa Thuret, Octobre 1930.

qui se rapporte au système conducteur de ces tubercules. Nous savons qu'ordinairement les faisceaux libéro-ligneux des tubercules des *Légumineuses* sont représentés par des faisceaux collatéraux à bois externe et à liber interne ; c'est pourquoi VAN TIEGHEM a considéré ces cordons comme des stèles binaires dans lesquelles il y a absence d'un faisceau libérien et où le bois se trouve externe. Ici, les cordons libéro-ligneux montrent dans un même tubercule des passages de faisceaux collatéraux à bois externe

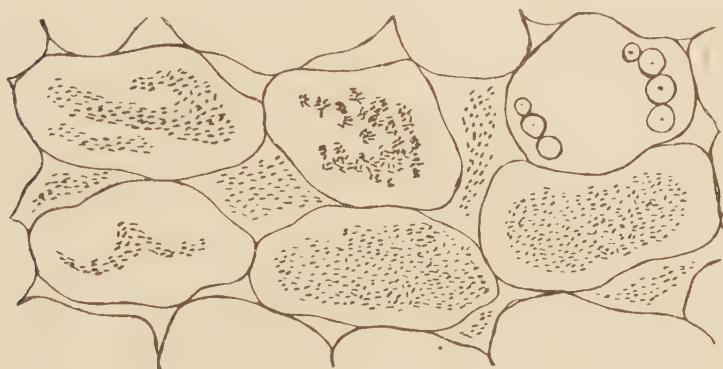


Fig. 2. — *Acacia Bynoeana* BENTH. Cellules spéciales
d'un tubercule d'*Acacia Bynoeana*.
Bactéries même dans les espaces intercellulaires.

et liber interne à faisceaux collatéraux à bois interne et liber externe, ainsi qu'à faisceaux concentriques.

Les faisceaux à bois interne et liber externe représentent déjà une exception assez rare et M. P. A. DANGEARD (63) la cite pour *Tetragonolobus siliquosus*. Ce savant a trouvé également dans les tubercules de *Sarothamnus scoparius* des passages d'une structure à l'autre dans les cordons libéro-ligneux, et voilà ce qu'il dit à ce sujet : « L'écorce sur une coupe perpendiculaire à l'axe montre à partir de la base de deux à cinq cordons libéro-ligneux, dont les uns sont des faisceaux collatéraux à bois externe et dont les autres sont des stèles binaires ».

Les cellules de l'endoderme formant le voile sont remplies de précipitations.

Première fixation au REGAUD effectuée en 1927. Nous avons obtenu de bonnes préparations. Dans la région du sommet du tubercule, là où se fait la contamination des jeunes cellules nous voyons que les Bactéries en y pénétrant se dirigent vers le noyau et l'entourent (Pl. XXIV, Fig. 9). Nous avons remarqué que ces microorganismes n'ont pas suivi la même évolution dans tous les tubercules.

Par exemple, dans un tubercule les Bactéries sont en longs et fins bâtonnets, et, dans un autre, ces organismes sont plus gros et moins allongés. On aperçoit aussi des rangées de 2 à 4 Bactéries. Dans les cellules de la zone postérieure où la digestion du parasite a eu lieu, nous trouvons quelques Bactéries qui persistent, mais qui ont un aspect particulier (Pl. XXIV, Fig. 10). Ce sont des virgules, des bâtonnets recourbés, des spirales d'un demi-tour, etc. Pouvons-nous assimiler ces formes aux *Bactéroïdes* qu'on décrit en général comme des Bactéries ramifiées ? Nous pensons que oui, car sous le nom de Bactéroïdes on peut inclure des formes dégénérées qui représentent pour certaines Bactéries le dernier stade avant leur complète digestion par les cellules hospitalières. Dans la zone moyenne une partie des cellules spéciales qui sont plus près du sommet du tubercule montrent de petites ou de grandes vacuoles centrales (Pl. XXIV, Fig. 11).

Le noyau s'hypertrophie, résiste et finalement est détruit par l'action des microorganismes. Souvent son nucléole montre un, deux ou trois bourgeonnements.

Deuxième fixation au REGAUD effectuée au mois d'août 1928.

Les tubercules étaient un peu plus volumineux que ceux de la première fixation. Dans les coupes on remarque des médulles secondaires, où la plus grande partie des membranes cellulaires est déchirée et détruite. On trouve une grande quantité de cellules intermédiaires et des cellules

spéciales dispersées fortement hypertrophiées. Enfin des Bactéries occupent parfois les espaces intercellulaires.

L'emploi de l'Hématoxyline et de la Safranine montre que les Bactéries à un stade avancé de leur évolution perdent leur chromophilie, ne prennent pas la Safranine et se teignent faiblement en gris par l'Hématoxyline, tandis que les jeunes Bactéries prennent la Safranine et se colorent en rouge foncé, ce qui nous permet de bien déterminer leur forme. Nous avons l'impression que la substance muqueuse du filament infestant est rapidement résorbée dès sa pénétration dans la cellule, car nous trouvons des groupes de Bactéries, qui ont perdu leur enveloppe muqueuse, mais leurs éléments ne sont pas encore dispersés (Pl. XXIV, Fig. 12). Les filaments muqueux ont ici encore cette particularité, c'est qu'ils sont extrêmement fins avec de petits renflements de place en place.

Fixation au BOVIN.

Les tubercules examinés se présentent avec des médulles secondaires. Les cellules de l'écorce et les cellules intermédiaires contiennent une grande quantité de gros grains d'amidon. La Bactérie est initialement très petite, en évoluant elle devient un peu plus allongée. Chaque Bactérie possède un point très chromatique à l'une de ses extrémités et le reste du corps est clair, ce qui donne l'impression de petits points noirs réunis ensemble, que l'on peut prendre au premier abord pour des microcoques (Pl. XXIV, Fig. 13).

Fixation au Formol.

Nous sommes surpris de voir que le formol qui n'est pas en général un fixateur recommandable à l'état pur nous a donné d'excellents résultats. Les Bactéries ressortaient très bien dans les cellules hospitalières et prenaient fortement les colorants. Nous pouvons dire même qu'après cette fixation les Bactéries se dessinaient mieux surtout où elles avaient pris place. Le caractère que présentent les tubercules d'*Acacia Bynoeana* d'avoir des médulles

secondaires persiste toujours. Les cellules intermédiaires sont plus nombreuses que les cellules spéciales. Les cellules de l'écorce et les cellules intermédiaires sont remplies de gros grains d'amidon simples à hile central. Les cellules spéciales sont assez volumineuses et possèdent souvent une vacuole centrale entourée de Bactéries. Ces dernières sont de longs bâtonnets et mesurant jusqu'à 3μ . Ils sont fortement colorés en noir par l'Hématoxyline. L'aspect très allongé de ces Bactéries est souvent dû au fait que ces organismes microscopiques sont disposés en chaînettes de 3 ou 4.

Le noyau présente des modifications très intéressantes. D'abord il s'hypertrophie notablement ainsi que son nucléole, puis ce dernier montre de 1 à 4 bourgeonnements à sa périphérie (Pl. XXIV, Fig. 14 et 15). Quelquefois ces bourgeonnements ont la forme d'un entonnoir microscopique (Pl. XXIV, Fig. 16). Lorsque la désagrégation du noyau est plus avancée nous remarquons que les Bactéries commencent à y pénétrer (Pl. XXIV, Fig. 14, 15 et 17). Dès ce moment il est condamné à disparaître complètement. En effet, dans la région de la base du tubercule, nous ne trouvons presque plus des cellules spéciales nucléées. Nous avons reproduit dans la Pl. XXIV, Fig. 18 un cas où le nucléole a quitté sa place par un effet mécanique et se trouve à l'extérieur de la membrane nucléaire. L'action mécanique n'a pas pu l'écraser, mais tout simplement le chasser de sa place.

L'observation d'une grande quantité de coupes appartenant à de nombreux tubercules, les aspects particuliers du noyau, nous permettent de conclure que la cellule se défend et réagit de différentes façons.

Nous savons qu'on peut diviser la médulle d'un tubercule en trois zones : zone basilaire, caractérisée par la digestion presque complète de la Bactérie et de l'amidon ; zone moyenne, présentant des cellules pleines de Bactéries qui ont atteint le point extrême de leur développement ;

enfin zone antérieure (celle qui est le plus près du sommet du tubercule) et qui est constituée par de petites cellules polyédriques où la Bactérie s'introduit petit à petit en entourant le noyau, et où nous sommes souvent en présence de filaments muqueux.

Dans ces tubercules on peut parler plutôt de deux zones : une zone antérieure, celle du sommet du tubercule, et une zone postérieure, celle de la base du tubercule. La troisième zone n'existe pour ainsi dire pas. La Bactérie montre une virulence excessive et nous n'avons pas trouvé dans les cellules hospitalières ni digestion du parasite, ni diminution de sa chromophilie. Et lorsque les tissus de la plante qui ont lutté contre l'envahisseur deviennent incapables de résister davantage, le tubercule détruit apporte à la terre une forte quantité de Bactéries.

Fixation au Sublimé.

Les tubercules fixés au Sublimé n'atteignaient pas un demi mm. de diamètre. Voilà pourquoi dans ces jeunes nodosités nous avons pu observer seulement la forme initiale de la Bactérie qui s'y trouve en bâtonnets fins et courts.

Acacia lineata A. Cunn.

Les tubercules ont été récoltés en petit nombre sur un pied cultivé dans les serres du Muséum d'Histoire Naturelle. En examinant les coupes de ces tubercules nous avons constaté l'existence de médulles secondaires, des cellules spéciales et des cellules intermédiaires ; ces dernières remplies de gros grains d'amidon. A l'intérieur des cellules hospitalières le microorganisme est disposé parfois par petits groupes, par petits amas, et on peut supposer que ces Bactéries secrètent une substance quelconque plus ou moins gélatineuse qui ne leur permet pas de se disperser. La longueur maximum du bâtonnet bactérien est de 2μ (Pl. XXIV, Flg. 19).

Acacia Melanoxylon R. Br. (1).

Elle possédait de nombreuses tubercules sur ses racines. Nous avons fixé quelques nodosités au REGAUD ; certaines d'entre elles avaient un diamètre de 5 à 6 mm :

Dans les coupes nous avons remarqué une très grande hypertrophie des cellules spéciales, des noyaux et leurs nucléoles. Nous avons mesuré des cellules parasitées de $250\ \mu$ sur $50\ \mu$. Dans ces cellules le noyau atteignait de $25\ \mu$ à $35\ \mu$ de diamètre et le nucléole de $6\ \mu$ à $12\ \mu$. Les cellules intermédiaires contiennent plusieurs grains d'amidon simples et des cytosomes pariétaux. (Pl. XLI).

Les Bactéries sont en forme de courts bâtonnets gonflés, mesurant à peine $1,5\ \mu$. Nous avons observé de très belles ramifications du filament muqueux qui traversaient les cellules et propageaient l'infestation (Pl. XXIV, Fig. 20 et 21 ; et Pl. XLII). Ces filaments extrêmement fins, ne contenant qu'une seule rangée de Bactéries à l'intérieur, et de place en place seulement aux points de ramification, nous remarquions des gonflements, avec un groupe de Bactéries. Il y avait aussi de pareils gonflements lorsque le filament se rapprochait du noyau.

Ici le microorganisme ne subit aucune altération, même dans les gros tubercules, et il reste toujours très chromatique et en forme de bâtonnet. La résistance des cellules hospitalières et de leurs noyaux est également très grande. Ces derniers sont très hypertrophiés et persistent dans presque toutes les cellules. Le nucléole est énorme et très chromatique. Comme nous l'avons dit plus haut, nous n'avons remarqué aucune digestion de Bactéries. Cette observation est certes valable pour tous les tubercules que nous avons étudiés dans cette espèce, mais peut on en déduire qu'elle s'étendrait à tous les tubercules

1. Plante provenant d'une pépinière de Fréjus.

d'*Acacia Melanoxyton* sans exception, cultivés ailleurs, ou tout simplement récoltés dans une autre saison ?

*
* * *

Acacia dealbata Lk. (1)

Les tubercules récoltés sur les radicules de cette espèce sont assez volumineux. Les Bactéries sont en grande partie digérées, et dans les cellules spéciales nous ne trouvons qu'une substance amorphe représentant le résidu de cette digestion. Les cellules intermédiaires sont très peu nombreuses. Les cellules spéciales ne sont pas aussi fortement hypertrophiées que chez l'*Acacia Melanoxyton*. Dans les espaces intercellulaires il y a beaucoup de Bactéries très chromatiques qui n'ont subi aucune digestion (Pl. XXIV, Fig. 22). Le noyau ne résiste pas, il est très vite détruit et sans laisser souvent aucune trace dans la cellule. Les Bactéries sont de fins bâtonnets de 2μ au maximum. Nous trouvons donc ici un contraste complet avec les Bactéries des tubercules des autres *Acacia* où le microorganisme ne subissait aucune digestion.

Acacia floribunda Hort (2).

Tubercules fixés au BOUIN et au REGAUD. Les coupes montrent à peu de choses près les caractères des autres espèces d'*Acacia*, et nous trouvons encore des médulles secondaires. Dans certains tubercules les cellules spéciales ne sont pas très hypertrophiées et dans d'autres l'hypertrophie est comparable à celle des cellules spéciales des nodosités d'*Acacia Melanoxyton*. Le microorganisme est étalé sur toute la surface des cellules hospitalières. Il

1. Pépinière de Fréjus.
2. Pépinière de Fréjus.

représente de fins bâtonnets d'une longueur maximum de 3 μ . Quelquefois les éléments bactériens sont groupés à l'intérieur des cellules par petits amas. Nous avons rencontré des tubercules dont les Bactéries sont presque totalement digérées comme chez l'*Acacia dealbata*. Cette désorganisation du microorganisme est accompagnée par une altération des membranes cellulaires. Le noyau s'hypertrophie et persiste assez longtemps dans les cellules spéciales même lorsque le microorganisme commence à être digéré. Son nucléole montre également des bourgeonnements. Les cellules intermédiaires possèdent quelques grains d'amidon simples. Dans un très jeune tubercule les cellules de l'écorce renfermaient une très grande quantité de précipitations (Pl. XLII). Dans les espaces intercellulaires il y a des Bactéries très chromatiques qui n'ont subi aucune digestion.

EUMIMOSEAE

Leucaena glauca Benth (1).

Ayant fait déterrer presque complètement un arbrisseau de cette espèce pour rechercher ses tubercules, nous en avons trouvé une grande quantité. Les radicules étaient surchargées d'innombrables nodosités qui sont très caractéristiques au point de vue morphologique. Ce sont des sphères de 1 à 6 mm. et très dures au toucher, comme de petits grains de plomb (Fig. 3 A). Ce matériel abondant a été fixé au REGAUD et au fixateur de NAWASCHIN.

L'écorce du tubercule est constituée par plus de quinze rangées de cellules parenchymateuses. Les cellules de l'endoderme ont des membranes épaisses et contiennent beaucoup de précipitations. Le manteau est représenté

1. Villa Thuret.

également par plusieurs couches de cellules. Au centre du tubercule nous trouvons des médulles secondaires qui ne possèdent presque pas des cellules intermédiaires, tandis que les cellules spéciales l'une à côté de l'autre couvertes par le parasite forment une espèce de nappe de Bactéries (Fig. 3, B). Souvent les membranes des cellules hospitalières sont détruites dès le début et alors toute la médulle du tubercule n'est plus qu'un nuage pulvérulent parsemé de points noirs (Fig. 3, C.). Dans d'autres tubercules, les membranes cellulaires disparues, la masse bactérienne forme une sorte de bande tapissée par le microorganisme (Fig. 3, D).

Nous avons examiné une grande quantité de ces tubercules et constaté que certains montraient quelques caractères particuliers. Par exemple : un premier tubercule possédait des cellules spéciales avec des vacuoles centrales (Fig. 3, E) et cette nappe de bactéries dont nous parlons plus haut ne se formait pas aussi uniformément sur toute sa surface. La médulle d'une deuxième nodosité était constituée par des cellules spéciales qui hébergeaient très peu de Bactéries (Fig. 3, F) comme s'il s'agissait de cellules venant seulement d'être infectées. Un troisième tubercule contenait des cellules spéciales où la Bactérie avait subi une certaine évolution. En effet le microorganisme se montrait beaucoup plus gonflé que sous sa forme initiale ; en outre il affectait des formes différentes, légèrement ramifiée un peu boursouflée, étirée, etc. que nous pouvons prendre pour des Bactéroïdes. (Fig. 3, G). En tous cas nous n'avons pas observé de digestion même partielle de la Bactérie dans les tubercules de *Leucanea glauca*.

La forme initiale de la Bactérie est celle d'un bâtonnet très fin et très court, qui s'allonge après son séjour dans les cellules hospitalières et mesure jusqu'à $2,5\ \mu$. Dans le cas où les Bactéries affectent des formes ramifiées ou boursouflées, leur taille dépasse $2,5\ \mu$. Ce qui est le plus important à retenir pour les tubercules de cette plante c'est que

ni les cellules spéciales, ni le noyau ne subissent une hypertrophie notable (Fig. 3, H). Les cellules spéciales qu'elles appartiennent à la base du tubercule ou à la zone moyenne,

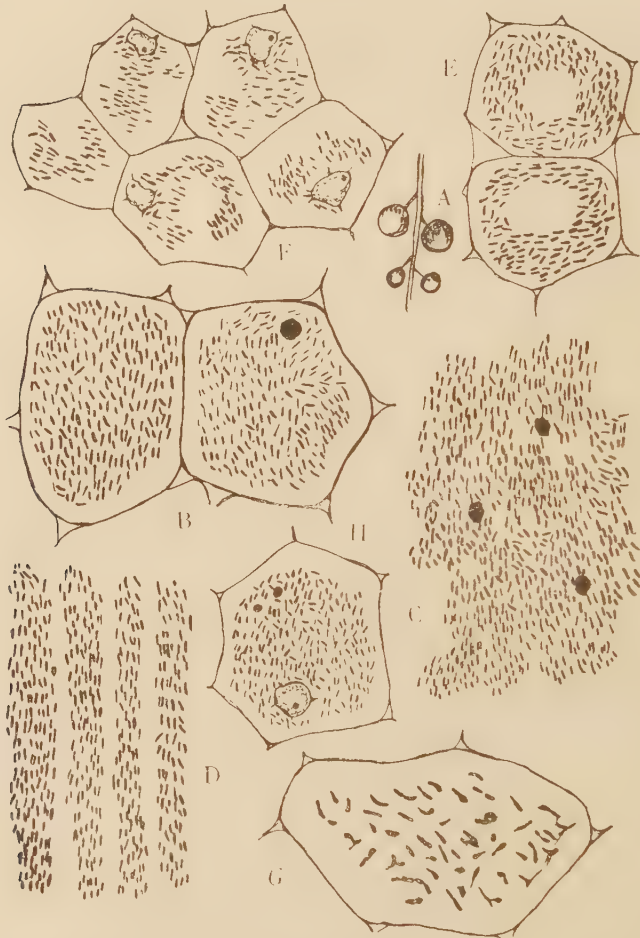


Fig. 3. — *Leucaena glauca* Benth.

gardent leur forme polyédrique. En ce qui concerne le noyau on n'y relève aucun changement si ce n'est une légère déformation. Le nucléole est un petit corpuscule excentrique. Ici la symbiose a obtenu un équilibre presque

parfait. Mais ainsi que nous l'avons déjà dit, il y a des tubercules où les membranes cellulaires sont détruites, et il ne reste du noyau qu'un petit amas chromatique. Dans ce cas-là il nous semble que le tubercule a dû se trouver dans des conditions peu favorables et que le microorganisme a pris le dessus. Ces mauvaises conditions sont en général une sécheresse ou une humidité extrêmes.

Schranckia uncinata Willd (1).

Nous avons trouvé quelques rares tubercules allongés, légèrement lobés et assez volumineux. La médulle a un aspect particulier avec ses grandes cellules spéciales à



Fig. 4. — *Schranckia uncinata* Willd.

énorme vacuole centrale. Il y a à côté des cellules infestées une assez grande quantité de cellules intermédiaires possédant trois ou quatre grains d'amidon simples. Le

1. Villa Thuret.

noyau est déformé et légèrement hypertrophié. Il disparaît assez vite, et dans les cellules hospitalières de la base du tubercule nous ne le trouvons plus. La Bactérie est un fin bâtonnet, qui à l'apogée de son développement ne dépasse pas 2μ . Ces microorganismes forment en général une couronne entre la membrane cellulaire et la vacuole (Fig. 4, A) dans d'autres cas ils sont groupés par petits amas sphériques (Fig. 4, B).

Parmi les tubercules que nous avons examinés il y en avait de gros et de petits c'est-à-dire à différents stades de leur développement, mais on ne trouve pas trace de digestion des Bactéries dans aucun d'entre eux. Dans une cellule à Bactéries nous avons remarqué la présence d'un fin filament muqueux non encore résorbé (Fig. 4, C). Ce filament est très mince et montre de place en place de petits renflements. Les cellules intermédiaires renferment des grains d'amidon et quelques cytosomes pariétaux. Enfin vers le sommet d'un tubercule nous avons observé la présence d'un organisme microscopique différent des Bactéries habituelles et nous sommes embarrassée pour l'identifier. Cet organisme ressemble à un gros microcoque qui se divise et à l'intérieur duquel on aperçoit un petit point chromatique. (Fig. 4, D.).

Mimosa dysocarpa (1) Benth.

Tubercules assez volumineux et lobés. Fixation au REGAUD. Dans les coupes nous remarquons des médulles secondaires. Les cellules spéciales sont mélangées aux cellules intermédiaires. Les trois zones sont plutôt marquées par la grosseur des cellules hospitalières que par la digestion des Bactéries. Vers le sommet du tubercule les jeunes cellules sont traversées par un entrelacis de fins filaments muqueux qui se gonflent de place en place surtout à l'approche d'un

1. Villa Thuret, octobre 1930.

noyau (Fig. 5, A). La zone moyenne contient des cellules spéciales d'un aspect vaporeux à cause de la présence de nombreuses petites vacuoles et des cellules à grande vacuole centrale (Fig. 5, B). Tout à fait à la base du tubercule les cellules hospitalières sont très hypertrophiées

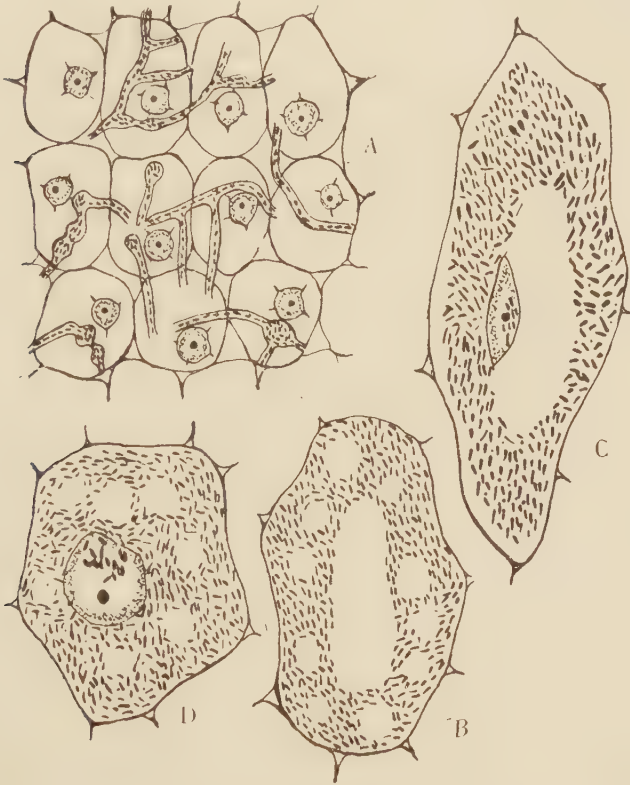


Fig. 5. — *Mimosa dysocarpa* BENTH.

et s'allongent généralement beaucoup (Fig. 5, C). Le noyau s'hypertrophie, se déforme, disparaît petit à petit et nous avons vu même des Bactéries à l'intérieur de ce dernier (Fig. 5, D). Les cellules intermédiaires contiennent peu d'amidon. La Bactérie est un court bâtonnet qui s'allonge un peu et atteint $2,5\ \mu$. Elle est très chromatique et n'est pas digérée par l'hôte.

ADENANTHEREAE

Prosopis dulcis Kunth (1).

Les tubercules étaient assez rares, mais d'une grosseur de quelques mm. et lobés. Fixation au REGAUD et au BOUIN. Les coupes montrent des médulles secondaires. Les cellules spéciales subissent une très grande hypertrophie et sont mélangées aux cellules intermédiaires qui sont très pauvres en amidon. Dans un autre tubercule on ne trouve pas des cellules intermédiaires. Les membranes des cellules hospitalières sont détruites très tôt. La forme initiale de la Bactérie est un petit bâtonnet court et un peu renflé à l'une de ses extrémités. Il grossit, devient très polymorphe et se vacuolise. Sa longueur maximum est de $2,5\ \mu$ à $3\ \mu$. Nous rencontrons des éléments piriformes, de gros bâtonnets et de petites sphérules (Pl. XXV, fig.1). L'évolution de toutes les Bactéries ne s'effectuant pas synchroniquement on trouve à côté des sphérules, des bâtonnets courts et très chromatiques. Nous n'avons pas observé de digestion du microorganisme.

Ces nodosités sont également infestées par des hyphes mycéliens très fins.

Prosopis Nandubey Lorentz (2).

Sur ses racines nous n'avons pas trouvé de véritables tubercules, mais plutôt de simples renflements que nous avons fixés au liquide de Nawaschin (Pl. XXV, Fig. 2). Les coupes nous ont montré que ces renflements n'étaient nullement des tubercules, mais des racines à prolifération anormale. Dans quelques cellules corticales de ces renfle-

1. Serres du Muséum d'Histoire Naturelle. Paris, janvier 1930.

2. Villa Thuret.

ments nous avons trouvé des Bactéries en forme de bâtonnets, extrêmement petits ainsi que des filaments mycéliens.

Adenanthera pavonina L. (1).

Bien que n'ayant pas trouvé de nodosités nous avons voulu savoir si les racines de cette plante n'étaient pas, malgré les apparences, infestées par un parasite quelconque. Dans l'écorce de la racine il y a quelques filaments mycéliens et à la périphérie de cette écorce, des groupes de Bactéries qui ne pénètrent pas à l'intérieur de la racine.

PIPTADENIAE

Piptadenia rigida Benth. (2)

Sur les radicelles d'un pied de *Piptadenia rigida* nous avons trouvé seulement deux petits tubercules d'à peine 0,3 à 0,4 mm. de diamètre (Fig. 6 A.). Ce matériel délicat a été fixé au BOUIN. Les coupes montrent des médulles secondaires. Il n'y a presque pas de cellules intermédiaires. Les cellules spéciales remplies de Bactéries sont sans trace d'aucune vacuole. Elles sont également hypertrophiées et leur noyau a complètement disparu (Fig. 6 B). La Bactérie est un fin bâtonnet allongé qui mesure, au maximum, 2 μ . L'aspect de la médulle est en un mot assez caractéristique. Le microorganisme n'est pas digéré. Il n'y a presque pas de grains d'amidon. En outre, notons la présence d'un mycélium très abondant dans l'un des tubercules. Les hyphes du champignon se rencontrent en quantité considérable dans le manteau, le voile et l'écorce du tubercule, tandis que dans la médulle leur nombre diminue. Ils s'installent dans les cellules ou dans les espaces

1. Serres du Muséum d'Hist. Naturelle. Paris.
2. Villa Thuret.

intercellulaires. Il y en a de gros et de plus fins. En général ceux qui pénètrent dans la médulle sont les plus fins. Nous avons remarqué que ces hyphes sont cloisonnés et que les noyaux qu'ils renferment sont bien nets et chromatiques. Ce deuxième hôte forme des conidies et nous avons

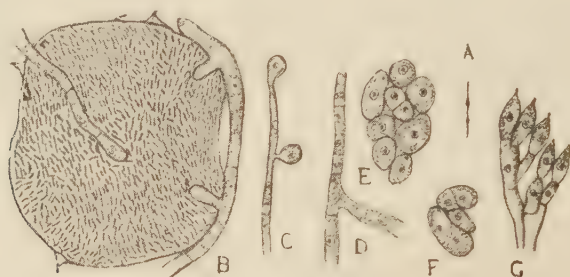


Fig. 6. — *Piptadenia rigida* Benth. et le champignon parasite.

même constaté la présence de jeunes périthèces. Ces organes nous montrent sans contredit que le champignon en question n'est autre chose qu'un *Ascomycète* (Fig. 6, C, D, E, F, G). Les filaments intercellulaires envoient des suçoirs simples à l'intérieur des cellules parasitées. Malgré la présence du deuxième parasite le tubercule s'est développé très normalement.

CAESALPINIOIDEAE

AMHERSTIEAE

Hymenaea Courbaril L (1).

Nous avons toujours supposé que les *Caesalpinioideae* possèdent des tubercules comme les autres classes des *Légumineuses* : les *Papilionatae* et les *Mimosoideae*. Dans

1. Serres du Muséum d'Hist. Nat. Paris.

les traités de botanique il n'est pas expressément indiqué que les *Caesalpinioideae* avaient des nodosités. En faisant notre bibliographie, nous avons rencontré peu d'auteurs qui indiquent la présence des tubercules chez les *Caesalpinioideae*. Brunchorst, par exemple, dit que les tubercules existent chez toutes les *Papilionatae* et chez la plupart des *Caesalpinioideae* et des *Mimoseae*.

Nous avons cherché des nodosités sur les racines de ces plantes cultivées dans les serres du Muséum d'Histoire Naturelle, aux établissements Vilmorin et au jardin de villa Thuret. Nous avons examiné ainsi les racines de : *Bauhinia*, *Cassia*, *Caesalpinia*, *Haematoxylon*, *Gleditschia*, etc. C'est seulement sur deux pieds de *Bauhinia* élevés aux serres de la villa Thuret que nous avons trouvé quelques tubercules. Les autres *Caesalpiniae*, même croissant dans le Midi de la France ne nous ont pas fourni de tubercules. Nous avons voulu cependant examiner des racines de ces plantes, pour voir si elles n'étaient pas infestées par d'autres parasites. C'est ainsi que nous avons fixé des racines d'*Hymenaea Courbaril*. Examinant les coupes de ces racines nous n'avons trouvé aucune trace ni de Bactéries, ni de filaments mycéliens.

BAUHINIEAE

Bauhinia species.

Après avoir vainement et à plusieurs reprises cherché des nodosités sur les racines de différentes *Bauhinia* cultivées, nous en avons enfin trouvé sur un pied, assez jeune, quelques-unes de diverses grosseurs dont l'une d'entre elles était assez volumineuse et mesurait plus de 7 mm. de diamètre. Ces nodosités avaient une forme boursoflée. Le matériel a été fixé au REGAUD, au BOUIN et au FLEMING. Les meilleures préparations étaient celles des tuber-

cules fixés au REGAUD. Les coupes nous montrent la structure d'un véritable tubercule. Rien de spécial à signaler dans le manteau, le voile, l'écorce, si ce n'est que toutes ces enveloppes sont constituées par un petit nombre de couches cellulaires. Les cordons libéro-ligneux, situés dans l'écorce du tubercule, sont des faisceaux collatéraux d'une structure normale, c'est-à-dire à bois externe et à liber interne. Au centre de chaque tubercule, on trouve plusieurs médulles secondaires. Les cellules spéciales, qui sont supérieures en nombre, sont mélangées aux cellules intermédiaires qui contiennent quelques grains d'amidon et des cytosomes. Elles sont souvent très hypertrophiées et possèdent parfois une petite vacuole centrale (Pl. XXV, Fig. 3 et 4). Le fait le plus important à noter dans ces cellules hospitalières est la déformation du noyau et l'évolution des Bactéries. Le noyau est très déformé et prend l'aspect d'une dentelle déchirée, son nucléole est relativement petit ; puis, bientôt il est réduit à quelques petits lambeaux qui se distinguent dans la masse bactérienne par leur structure et leur coloration (Pl. XXV, Fig. 5 et 6).

Les Bactéries sont d'abord des bâtonnets courts et assez épais mesurant de $1,5\ \mu$ à $2,5\ \mu$. Ensuite ces organismes s'allongent, commencent à se vacuoliser, prennent un aspect dichotomique ou évoluent simplement en sphérules. Ces dernières sont plus rares, tandis que les formes ramifiées sont en nombre considérable. Ces variations dans la forme des Bactéries sont extrêmement intéressantes à considérer au cours de leur développement. Incontestablement nous avons dans ces tubercules de véritables formes ramifiées que les auteurs appellent des *Bactéroïdes*. Les Bactéries qui deviendront des sphérules se gonflent à une de leurs extrémités et peu à peu la partie qui n'a pas été déformée et qui se présente comme une petite queue finit par se résorber. Plus tard les Bactéroïdes ainsi que les sphérules renferment de minuscules vacuoles dans lesquelles nous apercevons des corpuscules chromatiques,

infiniment petits, qui ne sont que des précipitations métachromatiques. Nous avons mesuré le diamètre des sphérules et nous avons constaté qu'il ne dépassait pas $3\ \mu$ tandis que les *Bactéroïdes* pouvaient atteindre une longueur jusqu'à $9\ \mu$. Cette transformation du court bâtonnet simple en un corps ramifié, boursoufflé ou arrondi est, à première vue, incroyable. Mais ayant observé tous les stades successifs de ce développement nous avons pu nous convaincre de sa réalité. Si nous n'avons pu assister à une digestion complète de ces microorganismes, c'est que les tubercules examinés étaient relativement jeunes. Car ordinairement le phénomène de la digestion survient toujours après une évolution analogue des Bactéries.

CASSIEAE

Cassia acutifolia (1) Del.

En l'absence de nodosités nous avons fixé des fragments de racine. Les coupes longitudinales montrent qu'il y a dans l'écorce de la racine plusieurs cellules qui étaient habitées par les hyphes d'un champignon (Pl. XXV, Fig. 7). Le mycélium est d'un diamètre beaucoup plus grand dans les espaces intercellulaires et dans certaines cellules (par exemple de 4 à $5\ \mu$), mais en général, à l'intérieur des cellules hospitalières il se ramifie et forme un réseau de fins trabécules qui ne dépassent guère $1,5\ \mu$ de diamètre. Ces hyphes sont cloisonnées et possèdent de 1 à 4 noyaux par article. Les cellules infestées sont hypertrophiées comme leur noyau qui est ensuite vite détruit par l'action du parasite. Nous n'avons pas remarqué des grains d'amidon à l'intérieur des tissus envahis par le champignon.

1. Serres du Muséum d'Hist. nat.

Nous avons voulu reprendre l'étude de cette mycorhize. Un an plus tard nous avons coupé des racines fraîches. Nous n'avons pas retrouvé le parasite, mais nous avons remarqué la présence d'une grande quantité de gros grains d'amidon composés à l'intérieur de la racine, et même dans son cylindre central.

PAPILIONATAE

SOPHOREAE

Sophora Moorcroftiana Benth (1).

Avec cette plante nous abordons le troisième groupe de la grande famille des *Légumineuses* : les *Papilionacées*. Et nous verrons par l'exposé qui va suivre que les tubercules des *Papilionacées* montrent des caractères identiques dans leurs grandes lignes à ceux des nodosités des *Césalpiniées* et des *Mimosées*. Nous avons trouvé une quantité de gros tubercules sur les racines de *Sophora Moorcroftiana*. Au centre de ces nodosités il y a plusieurs médulles secondaires. L'hypertrophie des cellules spéciales et de leurs noyaux n'est pas excessive (Pl. XXV, Fig. 8). Les cellules intermédiaires sont peu nombreuses. Ce qui est important de noter c'est que les cellules parasitées, même à partir de la zone moyenne, ont des membranes déchirées. Le noyau persiste assez longtemps et avant d'être complètement détruit, son nucléole montre des bourgeonnements.

Les cellules de l'écorce sont remplies de petits grains d'amidon.

La Bactérie est un fin bâtonnet qui, avec le temps, s'allonge sans grossir et mesure jusqu'à 3μ de longueur. Le

1. Pépinière de Vilmorin à Verrière.

microorganisme n'est pas digéré mais néanmoins nous remarquons qu'il n'est pas aussi chromatique vers la base du tubercule. Nous avons observé vers le sommet du tubercule dans le méristème quelques stades de divisions nucléaires (Pl. XXV, Fig. 9, 10, 11, 12, 13 et 14). Nous avons compté à peu près 16 chromosomes. Le BOUIN nous a toujours permis de voir de bonnes divisions nucléaires.

PODALYRIEAE

Brachysema lanceolatum Meisn (1).

Sur les racines d'un pied de *Branchysema lanceolatum* nous avons trouvé quelques tubercules de 1 à 2 mm. de diamètre. Ces nodosités ont été fixées au REGAUD. Les coupes montrent une médulle composée de cellules intermédiaires et de cellules spéciales très hypertrophiées. Le noyau des cellules parasitées s'hypertrophie et finalement il est complètement désorganisé. La Bactérie est, au commencement, un court et fin bâtonnet qui s'allonge un peu, pendant son séjour dans les tissus hospitaliers, en résistant fortement aux réactions des cellules envahies. Dans le cytoplasme pariétal des cellules spéciales et des cellules intermédiaires nous avons remarqué quelques cytosomes. L'amidon est plutôt concentré dans les cellules de l'écorce. Le manteau des tubercules n'aurait pas retenu, plus spécialement, notre attention si ce n'était la présence de filaments mycéliens qui envahissent une grande partie de ses cellules et dont nous donnons la description au chapitre suivant.

1. Serres du Museum d'Histoire Naturelle. Paris.

GENISTEAE

SPARTIINAE

Lupinus albus L. (1).

Les tubercules étaient arrondis ou irréguliers et aplatis. Les assises du manteau sont formées par des cellules allongées à parois épaissies, renfermant peu de cytoplasmes, un noyau et quelques plastes. Le voile, c'est-à-dire l'endoderme est adossé au manteau et est constitué par des cellules encore plus grandes que celles du manteau et à parois plus épaisses. Les toutes premières assises des cellules de la médulle forment l'écorce du tubercule, dans laquelle sont disposées les stèles binaires provenant de la racine mère à structure également binaire.

Les autres cellules parenchymateuses sont occupées par le microorganisme. Les cellules de l'écorce de *Lupinus albus* renferment peu d'amidon à grains plutôt petits et simples.

La médulle est souvent découpée en plusieurs îlots formant ainsi des médulles secondaires, entourées des cellules parenchymateuses.

Un autre caractère à noter, réside dans l'absence, presque totale, des cellules intermédiaires ; et il est important de remarquer aussi que les cellules parasitées ne sont pas hypertrophiées, ni déformées comme on le constate généralement dans la plupart des tubercules des *Légumineuses* (Fig. 7). Dans ces cellules spéciales, les vacuoles sont petites ou font complètement défaut. Quelquefois cependant dans les cellules parasitées de la zone basilaire il y a une vacuole centrale, assez volumineuse. Les Bactéries sont de petits bâtonnets allongés, très chromatiques. Ce qui est évident, c'est que le microorganisme conserve sa

1. Jardin des plantes du Muséum d'Hist. Nat. Paris, juin 1926.

vitalité jusqu'à la destruction du tubercule. Nous n'avons pas pu voir d'état bactéroïde, rarement aperçu par M. P.-A, DANGEARD. Nous avons constaté seulement que les Bactéries, après leur séjour dans les tubercules, devenaient plus allongées (mesurant $2,5\ \mu$ à $3\ \mu$) que la forme initiale (mesurant $1,5\ \mu$). Ici, les trois zones qu'on trouve en général dans

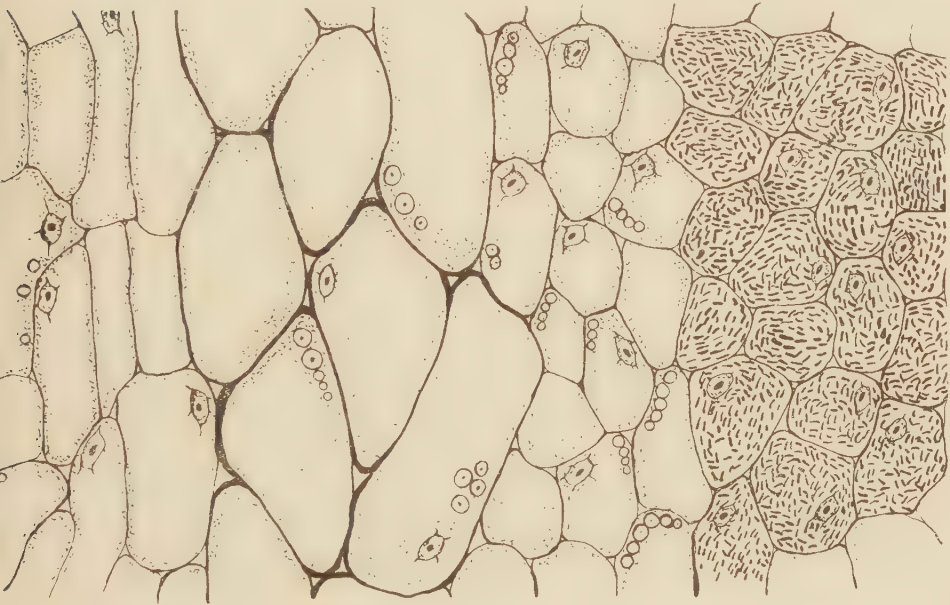


Fig. 7. — *Lupinus albus* L. Coupe transversale d'un tubercule.

un tubercule, ne sont presque pas distinctes, puisque les Bactéries n'évoluent pas en bactéroïdes et sphérules. Ce qui peut servir à délimiter les zones, c'est l'amidon de l'écorce, qui commence par être digéré dans la zone de la base, tandis qu'il reste intact dans la zone moyenne et manque dans la zone de croissance. Mais dans les tubercules âgés ce moyen même fait défaut, puisque l'amidon continue à être digéré, tandis que les Bactéries gardent leur forme primitive et leur vitalité.

Le noyau ne s'hypertrophie presque pas et son nucléole

est bien visible ; cependant dans certaines cellules parasitées le noyau se désorganise en même temps que la membrane cellulaire. Il nous semble que dans les tubercules de cette *Légumineuse* les cellules et les Bactéries ont la même résistance. La symbiose est donc équilibrée.

La vitalité du parasite a été très bien remarquée par M. P.-A. Dangeard et il considère que : *en écrasant dans l'eau quelques centaines des tubercules de Lupin on obtiendrait une quantité de liquide très chargé en Bactéries qui suffirait à contaminer un nombre considérable de graines, tout aussi bien sinon mieux, qu'avec des doses notables de Nitragine ou de Nitrobactérine*. Il faut savoir cependant si la Bactérie du Lupin est susceptible de contaminer d'autres *Légumineuses* et précisément lesquelles ? En tous cas le Lupin est une *Légumineuse* qui peut considérablement enrichir le sol en Bactéries. Nous avons observé quelques petits groupes de Bactéries dans les cellules de l'endoderme et du péricycle d'un faisceau libéro-ligneux. Ici la Bactérie ne se développe pas de manière à remplir la cellule hospitalière et on pourrait très bien observer sa forme en détail. Ces microorganismes possèdent deux petits points très chromatiques à leurs extrémités, et nous avons pu voir également des stades de leur division.

Spartium junceum L. (1).

La forme des nodosités est assez variable. Certaines sont arrondies, d'autres allongées, d'autres enfin triangulaires et aplaties. Le matériel a été fixé au BOUHIN. En même temps nous avons recueilli des tubercules d'un autre pied, provenant du jardin des Plantes du Muséum. Ceux-là ont été fixés au REGAUD. En étudiant ces tubercules nous avons vu qu'ils offraient une grande ressemblance avec les nodosités du Lupin, sauf l'évolution des

1. Pépinières de Vilmorin à Verrière, août 1926.

Bactéries qui diffère. Par exemple : ici comme chez le Lupin, nous trouvons des médulles secondaires ; les cellules intermédiaires font complètement défaut, les cellules spéciales s'hypertrophient légèrement, ainsi que leurs noyaux, etc. (Pl. XXV, Fig. 15). Les cellules de l'écorce du tubercule contiennent de nombreux grains d'amidon et entourent les stèles binaires. Certaines cellules spéciales possèdent une vacuole centrale, ce qui fait que la masse bactérienne se dispose en forme de couronne, adossée à la membrane cellulaire.

Dans les cellules du sommet du tubercule le noyau a un grand nucléole, tandis que celui des cellules parasitées a un petit nucléole avec plusieurs granules chromatiques autour (Pl. XXV, Fig. 18 et 19). Quelquefois ce nucléole montre des bourgeonnements. Bien que les noyaux résistent au commencement à l'action des Bactéries ils finissent quand même par être désorganisés. Le même sort attend également les membranes cellulaires de la zone basilaire où elles sont en grande partie détruite. Nous avons examiné quelques petits tubercules dont les membranes des cellules spéciales étaient complètement déchirées.

Nous avons dit plus haut que le développement de la Bactérie était différent de ce que l'on trouve chez le Lupin. C'est ainsi que le microorganisme des tubercules du *Spartium* d'abord simple bâtonnet court devient un bactéroïde recourbé et même une sphérule. Les formes bactéroïdes et arrondies sont tellement bizarres qu'on croirait difficilement qu'elles proviennent de la forme initiale en bâtonnets. Mais une coupe longitudinale dans un tubercule plus âgé nous montre successivement tous les stades du développement de la Bactérie et ceci est très démonstratif. Au commencement le bâtonnet ne mesure pas plus de 1 μ de longueur, ensuite il s'allonge, se recourbe, et enfin se renfle à l'une de ses extrémités et s'arrondit. Dans les formes arrondies nous remarquons souvent une partie plus chromatique, tandis que le reste est incolore. Dans les

cellules où le microorganisme a été, en grande partie, digéré, nous trouvons des groupes de Bactéries, très chromatiques, qui cheminent à travers les membranes et dans les espaces intercellulaires. (Pl. XXV, Fig. 16 et 17). Les formes recourbées peuvent atteindre 7μ de longueur. Le filament muqueux est fin, mais avec des renflements de place en place ou à son extrémité (Pl. XXV, Fig. 17). Quelques cellules de la périphérie du manteau contiennent des filaments mycéliens cloisonnés et uninucléés d'un diamètre qui correspond à celui des hyphes de l'*Ascomycète* que nous avons trouvé dans d'autres tubercules des *Légumineuses*. Ici nous n'avons pas trouvé de périthèce, mais seulement des chlamydospores en formation.

Genista florida (1)' Asso.

Sur les radicelles de *Genista florida* nous avons trouvé une quantité de petits tubercules allongés ou arrondis que nous avons fixés au BOUIN. Dans l'écorce de ces nodosités nous trouvons des stèles binaires comme chez *Lupinus* et le *Spartium*. Ici également la médulle ne contient pas des cellules intermédiaires. Les cellules spéciales sont faiblement hypertrophiées et dans la zone moyenne elles possèdent une vacuole centrale. Le noyau ne s'hypertropie pas beaucoup mais il cède rapidement à l'action du microorganisme et se désorganise en laissant parfois un amas chromatique dans la cellule envahie. Son nucléole montre des bourgeonnements.

Dans ces tubercules, les trois zones sont suffisamment marquées par les différents stades de la digestion de la Bactérie et de l'amidon. Ce dernier est extrêmement abondant dans les cellules de l'écorce (Pl. XXV, Fig. 23) et les cellules spéciales ne manquent pas d'en posséder quelques grains (Pl. XXV, Fig. 20). La Bactérie est, au commen-

1. Pépinières de Vilmorin à Verrière.

cement, un bâtonnet très court mesurant $0,5\ \mu$ à $0,6\ \mu$ qui s'allonge ensuite un peu et se gonfle en prenant un aspect d'un organisme très polymorphe. C'est ainsi que dans la zone moyenne du tubercule les Bactéries ont des formes très irrégulières, arrondies, recourbées, en virgule, etc. qu'on peut prendre pour de petits Bactéroïdes (Pl. XXV, Fig. 21). A ce stade la Bactérie mesure $1,2\ \mu$ à $1,5\ \mu$. A la base du tubercule les Bactéries sont en grande partie digérées, ne laissant qu'un résidu amorphe et quelques bâtonnets chromatiques, ce qui indique la présence du microorganisme détruit (Pl. XXV, Fig. 22).

Genista hispanica L. (1).

Sur les racines d'un pied arraché, nous avons trouvé quelques tubercules de petite taille, c'est-à-dire de 1 à 2 mm. de diamètre. Fixation au REGAUD. La médulle de ces tubercules est constituée uniquement par des cellules spéciales; les cellules intermédiaires font complètement défaut. L'hypertrophie des cellules envahies est très faible et celle du noyau est presque inexistante. Dans les cellules parasitées de la base du tubercule nous ne trouvons plus de traces du noyau, qui est détruit par l'action de la Bactérie.

En observant le microorganisme des tubercules de *Genista hispanica*, nous avons constaté qu'il est assez différent dans son évolution d'une nodosité à l'autre, et qu'il s'installe dans les cellules hospitalières de plusieurs manières. Dans un tubercule *a* par exemple, la forme initiale du parasite est un court et fin bâtonnet d'à peine $0,4\ \mu$ à $0,5\ \mu$. Ensuite ce microorganisme s'allonge et mesure jusqu'à $3\ \mu$. En outre, nous voyons les Bactéries dispersées dans les cellules spéciales ou entourant une vacuole centrale et quelques grains d'amidon, ou enfin réunies en masses compactes plus ou moins grandes et arrondies

1. Jardin des plantes du Muséum d'Histoire Naturelle. Paris.

(Fig. 8). Une partie des cellules hospitalières ont leurs membranes détruites et la Bactérie chemine en large bandeau dans les espaces intercellulaires.

Le tubercule *b* est contaminé par une Bactérie initialement en bâtonnets un peu gros et extrêmement courts



Fig. 8. — *Genista hispanica* L.

ne mesurant pas plus de $0,4\ \mu$. Le plus souvent nous trouvons ces formes courtes réunies en groupes de deux à trois. Après un séjour dans les tissus hospitaliers, la Bactérie grossit un peu, s'allonge et se vacuolise (Fig. 9, A). A ce stade elle peut atteindre à peine $1,5\ \mu$ à $2\ \mu$ de longueur. Avec la vacuolisation la chromophilie diminue beaucoup, mais nous n'avons pas assisté à une véritable

digestion de cet organisme par les cellules. On peut se demander si les corpuscules réfringents de la Bactérie en question sont précisément des vacuoles ou des spores ? Nous inclinons à les assimiler à des vacuoles, car si nous étions en présence d'une sporulation, nous aurions trouvé des spores libres dans les cellules envahies à côté des Bactéries faiblement chromatiques.

Dans ce même tubercule, les cellules de la première

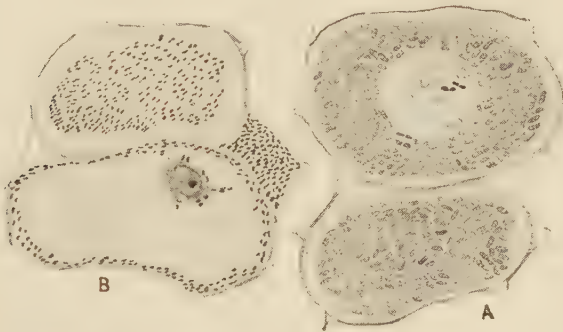


Fig. 9. — *Genista hispanica* L.

zone où se fait la contamination des tissus par les Bactéries et celles de la zone moyenne ne sont pas riches en protoplasme et le microorganisme n'occupe, le plus souvent, qu'une mince couche pariétale confinante à la membrane cellulaire (Fig. 9, B).

Les autres tubercules de *Genista hispanica* que nous avons examinés présentent des caractères du tubercule type *a*. L'écorce de ces nodosités est riche en amidon. Nous en trouvons également quelques grains dans les cellules spéciales. Les faisceaux conducteurs sont des stèles binaires.

Genista pilosa L.

C'est une petite plante ligneuse dont nous avons récolté plusieurs exemplaires à Besse-en-Chandesse (Auvergne).

Les nodosités n'étaient pas très abondantes sur ses racines et d'autre part quelques-unes se trouvaient en mauvais état, peut-être à cause de la grande sécheresse.

Leur forme était arrondie ou allongée et leurs dimensions étaient de 2 à 3 mm. au maximum. Fixation au REGAUD.

La médulle de ces tubercules montre le caractère de *Génistées* en général. Pas de cellules intermédiaires ordinairement, bien que nous en ayons trouvé quelques-unes dans certains tubercules. Parfois nous trouvons aussi des médulles secondaires. Les cellules spéciales ainsi que leur noyau ne subissent presque aucune hypertrophie. Ce dernier réagit beaucoup et nous le voyons quelquefois persister dans les cellules envahies même après la digestion de la Bactérie (Pl. XXV, Fig. 25). L'écorce est riche en amidon et héberge les faisceaux conducteurs qui sont représentés ici aussi par des stèles binaires. Les cellules de l'endoderme contiennent beaucoup de précipitations dans leur vacuome.

Le développement de la Bactérie des tubercules de *G. pilosa* ressemble tout à fait à celui de la Bactérie des nodosités de *G. florida*. La Bactérie est tout d'abord un court bâtonnet qui évolue en des formes plus ou moins irrégulières, recourbées, arrondies, etc. (Pl. XXV, Fig. 24) et finit par être digérée par les cellules hospitalières. L'évolution de la Bactérie ressemble également, en partie seulement, à celle qui se produit dans les tubercules de *Spartium junceum*.

Certaines cellules spéciales possèdent une vacuole centrale, d'autres sont remplies complètement par le micro-organisme.

Nous avons examiné aussi quelques tout petits tubercules, d'à peine 1 mm. de diamètre, et qui montraient déjà une médulle détruite et des Bactéries complètement digérées.

Genista sibirica Reichb. (1).

Les nodosités de cette plante sont lobées et mesurent quelques millimètres de longueur. Fixation au REGAUD. La médulle est constituée uniquement par des cellules spéciales. Ces dernières sont à peine hypertrophiées et possèdent, parfois, une grande vacuole centrale (Fig. 10, A. B. C). Le noyau ne s'hypertrophie pas non plus, mais souvent il est un peu déformé. Il résiste longtemps mais finit



Fig. 10. — *Genista sibirica* Reichb. A et B cellules spéciales pleines de Bactéries très polymorphes. Noyaux non hypertrophiés. C, Cel. sp. à grande vacuole centrale.

par être détruit dans certaines cellules de la base de la médulle. Son nucléole présente des bourgeonnements. Nous avons examiné plusieurs tubercules, dont quelques-uns montrent des médulles secondaires. Le système conducteur est assuré par des stèles binaires. L'écorce du tubercule contient beaucoup d'amidon et même à côté de la médulle, dans certains tubercules, nous trouvons une sorte de poche, constituée par des cellules parenchymateuses, pleines d'amidon (Fig. 14). Dans la zone basilaire du tubercule tous ces grains d'amidon sont digérés.

La Bactérie est un court bâtonnet qui s'allonge jusqu'à 3μ puis se recroqueville, se gonfle et commence à perdre sa chromophilie. Certains microorganismes ne se gon-

flent pas tandis que d'autres affectent des formes presque sphériques.

Nous avons remarqué dans les cellules de l'écorce de la

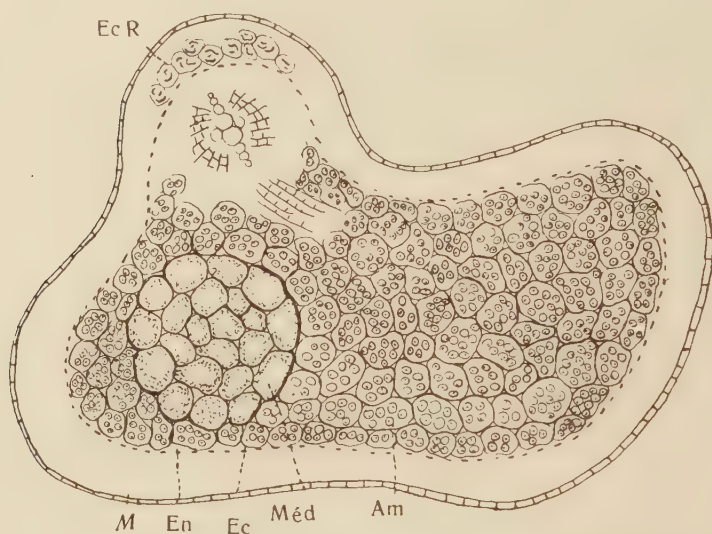


Fig. 11. — *Genista sibirica* Reichb. Coupe transversale d'un tubercule. M. - manteau; En. - Endoderme ou voile du tubercule; Ec. - écorce du tub.; Méd. - médulle; Am. - cellules parenchymateuses pleines d'amidon formant une sorte de poche; Ec. R. - écorce de la racine dont les cellules sont envahies par les hyphes d'un champignon.

racine le mycélium d'un champignon. Les hyphes sont cloisonnés et larges de quelques μ . Les articles sont uninucléés, toutefois nous n'avons pas observé d'organes de reproduction de ce champignon.

Genista tinctoria L.

Nous avons fixé deux fois des tubercules de *Genista tinctoria* au REGAUD. La première récolte a été opérée sur un pied provenant du jardin des plantes du Muséum, la deuxième sur un échantillon que nous avons arraché nous-même dans un champ à Besse-en-Chandesse. Les nodosi

tés sont de taille différente. Il y en a de plus gros mesurant jusqu'à 4 mm. et de tout petits ne dépassant pas 1 mm.

L'examen des coupes, de plusieurs tubercules montre des médulles secondaires. Les cellules intermédiaires font complètement défaut, tandis que les cellules spéciales forment une sorte de mosaïque. Ces cellules hospitalières sont légèrement hypertrophiées, et possèdent souvent une vacuole centrale, plus ou moins grande. Leur noyau est un peu gonflé et déformé avec un nucléole qui bourgeonne. Ce qui importe, c'est que les noyaux résistent souvent, même après la digestion des Bactéries. Dans ce cas-là, ils ont un petit nucléole et une structure réticulée. Nous avons l'impression que chaque cellule réagit à sa façon, car on peut voir en effet à côté de cellules où les noyaux ont bien résisté, d'autres où ces derniers ont été complètement détruits comme le microorganisme. Ce dernier est un bâtonnet mesurant jusqu'à $0,5\ \mu$ à $0,6\ \mu$, qui se déforme, se gonfle, et à la fin s'arrondit un peu. Lorsque la digestion des Bactéries commence dans les cellules spéciales de la zone basilaire du tubercule, nous voyons qu'elle se produit pour presque tous les microorganismes de la cellule hospitalière, ce qui fait que nous trouvons les bâtonnets et les formes gonflées à un même degré de décoloration.

Dans quelques tubercules nous avons remarqué que le microorganisme se vacuolise avant la digestion. Dans la zone moyenne le parasite devient très polymorphe, et nous pouvons assimiler ces éléments à des petits Bactéroïdes, ensuite, certains individus se gonflent, s'arrondissent un peu, mais sans affecter la forme d'une petite sphère.

La Bactérie de *G. tinctoria* ressemble beaucoup par son évolution à celle de *G. sibirica* et *G. florida*. Cette plante est très riche en amidon et l'écorce des racines est bourrée de gros grains. Nous en trouvons même dans certaines cellules ligneuses du cylindre central de la racine. Dans le tubercule, une partie seulement des cel-

lules de l'écorce est remplie de grains d'amidon, et les cellules du méristème du tubercule abondent en plastes non encore transformés en amyloplastes. Lorsque le tubercule est âgé, l'amidon est complètement digéré et assimilé par la plante en ne laissant que des couches extrêmement minces qui indiquent la place des grains détruits. Ici, comme dans les autres *Genistées*, l'écorce du tubercule renferme de 1 à 6 et même plus de stèles binaires.

Ajoutons, pour finir la description des tubercules des *Genistées*, que nous avons rencontré dans le cylindre central d'une très jeune radicule incomplètement différenciée une grande quantité de Bactéries ce qui aurait sûrement entravé ultérieurement le développement normal de cet organe.

Petteria ramentacea (Sieb) Presl. (1).

Tubercules nombreux, volumineux, ramifiés et mesurant plus de 1 cm. de longueur. Fixation au REGAUD. Les coupes nous ont montré un aspect très caractéristique. Nous avons constaté la présence de médulles secondaires, sans cellules intermédiaires, à cellules spéciales le plus souvent de volume normal, faiblement hypertrophiées (Pl. XXVI, Fig. 1, 2 et 3). S'il existe une vacuole dans les cellules parasitées, elle est toujours centrale, mais généralement ces cellules hospitalières n'en possèdent pas, à cause de l'abondance extrême des Bactéries. Le noyau n'augmente pas beaucoup de volume et dégénère, assez vite, en laissant quelques granulations ou petits amas chromatiques adossés à la périphérie de la vacuole.

Petteria ramentacea est une *Légumineuse* qui n'est pas riche en amidon. En effet, nous n'en rencontrons que quelques petits grains dans les cellules de l'écorce.

L'appareil conducteur de ces tubercules est représenté

1. Vilmorin, Pépinières à Verrières.

par quelques faisceaux, rappelant la structure d'une stèle binaire.

La Bactérie est un bâtonnet dont la longueur ne dépasse pas $1,5\ \mu$ au stade initial, puis le microorganisme se gonfle un peu et devient ovoïde. Plus tard encore ces formes sont digérées par la *Légumineuse* ne laissant qu'un résidu amorphe et incolore au milieu de la cellule. Ce qui nous frappe dans ces tubercules c'est l'évolution très prompte de la Bactérie. Les zones sont nettement marquées par les différents stades de la transformation de cette dernière. Nous trouvons que si la Bactérie ne montre pas une grande virulence, les tissus hospitaliers non plus ne manifestent pas une grande résistance, car le noyau dégénère vite et les membranes cellulaires s'amincissent beaucoup.

Laburnum vulgare Gris (1).

C'est notre premier matériel, récolté en juin 1926 en vue de nos recherches sur les nodosités des *Légumineuses*. Sur la racine et les radicelles de chaque échantillon, retiré de la terre avec beaucoup de précautions, on voit une quantité de petits globules, d'aspect régulier et d'une couleur blanchâtre. Ce n'est pas autre chose que les tubercules.

Fixation au REGAUD. Médulles secondaires, cellules spéciales peu hypertrophiées et à membranes précocement détruites (Fig. 12, C). Quelquefois les cellules hospitalières possèdent une vacuole centrale ou quelques-unes plus petites et dispersées, ainsi qu'un nombre de minuscules grains d'amidon (Fig. 12, B). Les noyaux des mêmes cellules ne sont presque pas déformés. La Bactérie est un long et fin bâtonnet, dont la forme initiale mesure jusqu'à $1,5\ \mu$ (Fig. 12, A). Souvent nous rencontrons deux ou trois bâtonnets réunis à la suite l'un de l'autre, ce qui donne une impression inexacte de la longueur du microor-

1. Jardin des plantes du Mus. d'Hist. Nat. Paris.

ganisme. Ces Bactéries deviennent un peu gonflées à l'une de leurs extrémités. Pendant la destruction des membranes cellulaires le noyau cède aussi et nous le voyons petit à petit se désagréger complètement. Dans la médulle il y a quelques rares cellules intermédiaires, pleines de petits grains d'amidon.

Deuxième fixation au REGAUD (1). Nodosités mesurant jusqu'à 2-3 mm. de diamètre. Même aspect que dans les tubercules de la première fixation. Médulles secondaires. Pas de cellules intermédiaires. Cellules spéciales,

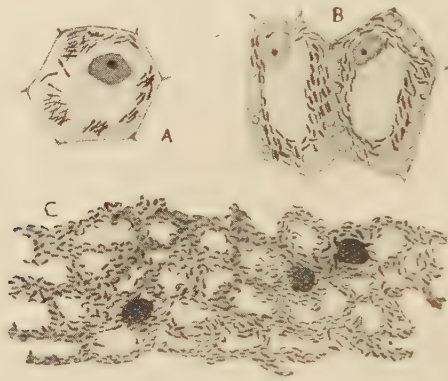


Fig. 12. — *Laburnum vulgare* Gris. A. - jeune cellule envahie par les Bactéries ; B. - cellules spéciales à noyaux non hypertrophiés et possédant de tout petits grains d'amidon. C. - Amas de Bactéries, membranes cellulaires détruites, les points noirs sont des restes de la chromatine nucléaire.

légèrement hypertrophiées, pleines de Bactéries et possédant une couche pariétale de gros grains d'amidon (Fig. 13). L'écorce est formée par quelques assises, dont les cellules sont remplies d'amidon. Plus tard les membranes cellulaires se résorbent mais le noyau résiste assez longtemps. Bactérie identique à celle des premiers tubercules examinés de cette plante.

Troisième fixation au BOUIN (août 1926). Cette fois-ci

1. Même provenance que les tubercules de la première fixation.

les tubercules proviennent de grands arbrisseaux, cultivés aux pépinières de Vilmorin. Ils étaient de forme plutôt allongée et de différentes grosseurs, mais ne dépassaient pas 3 mm. Mêmes caractères que chez les tubercules précédemment examinés, cependant avec quelques petites différences. Ici nous trouvons déjà des cellules interné-

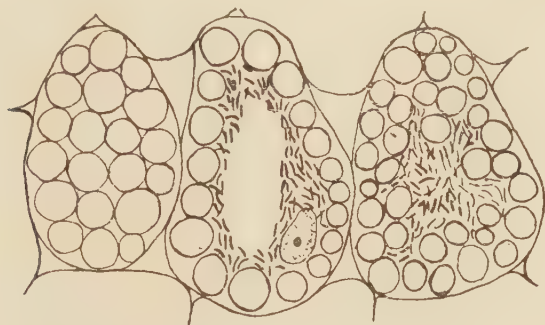


Fig. 13. — *Laburnum vulgare* Gris. Une cellule de l'écorce du tubercule pleine de gros grains d'amidon, et 2 cellules spéciales contenant des Bactéries et munies d'une couche pariétale de grains d'amidon.

diaires bourrées d'amidon (Fig. 14, E.). Lorsqu'il y a dans la médulle plusieurs cellules spéciales à membranes détruites, il s'y forme une sorte de cavité à la périphérie de laquelle se disposent les Bactéries. On peut dire que l'hypertrophie des cellules hospitalières est un peu plus accentuée que dans les autres tubercules de *Laburnum vulgare* et qu'elles ne contiennent presque pas de grains d'amidon (Fig. 14. E). La disposition de la Bactérie est un peu bizarre, surtout là où nous trouvons le microorganisme réuni en masse compacte généralement en forme de disques (Fig. 14 G et F) comme dans les tubercules de *Genista hispanica*. La Bactérie est un bâtonnet long et fin qui devient assez polymorphe, c'est-à-dire se recourbe, se gonfle un peu à l'une de ses extrémités, etc. (Fig. 14 H).

Dans une préparation colorée au vert de méthyle et à la safranine, nous avons observé quelques noyaux en divi-

sion. Les fibres du fuseau sont nettes, colorées en rose pâle, tandis que les chromosomes sont d'un rouge vif (Fig. 14. A. B. C. et D.).

Les faits importants sont la division du noyau s'effectuant même dans des cellules où la Bactérie a déjà pénétré et la disposition du microorganisme tout près des deux pôles du

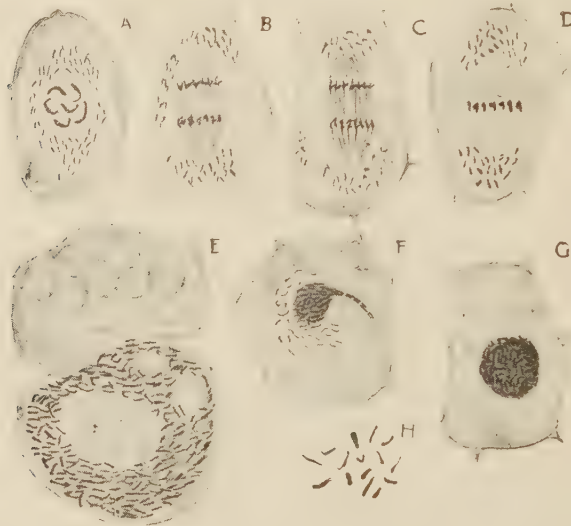


Fig. 14. — *Laburnum vulgare*. A., B., C., et D. - cellules dont les noyaux sont en division malgré la présence de Bactéries réunies aux deux pôles du fuseau ; E. - Cellule intermédiaire remplie de grain d'amidon et cellule spéciale ; F. et G. - Une disposition plus particulière des Bactéries dans des cellules spéciales ; H. - Formes de Bactéries.

fuseau. Ce phénomène a été très bien observé par MILOVIDOV. L'auteur considère que c'est une manière de propagation de la Bactérie, car les deux cellules filles, après la division, seront chacune infestées.

Les cordons libéro-ligneux de ces tubercules sont de simples stèles binaires.

Ajoutons encore que dans les cellules du manteau nous trouvons des filaments mycéliens cloisonnés et uninucléés.

CYTISINAE

Cytisus capitatus Jacq. (1).

Tubercules récoltés au mois de Juin, fixés au REGAUD, d'une forme allongée et disposés par petits groupes bien distincts. Médulle composée uniquement de cellules spéciales, légèrement hypertrophiées ainsi que leur noyau (Pl. XLIII). La Bactérie, au moment de l'envahissement des cellules hospitalières, a une forme de bâtonnet allongé qui mesure jusqu'à $2\ \mu$ (Pl. XXVI, Fig. 6). Dans la zone moyenne, nous trouvons la Bactérie un peu plus allongée et recourbée. En outre, dans cette zone les cellules à Bactéries possèdent une couche pariétale de gros grains d'amidon (Pl. XXVI, Fig. 7). Enfin, dans la zone basilaire, les grains d'amidon ont été utilisés par la plante, après avoir été solubilisés et du microorganisme il ne reste qu'une masse amorphe. Dans cette dernière on remarque encore quelques Bactéries chromatiques, recourbées, boursoufflées, dichotomes que nous pouvons prendre pour des Bactéroïdes (Pl. XXVI, Fig. 8). A ce stade la Bactérie mesure jusqu'à $4,5\ \mu$. Le passage de la forme de bâtonnet à celle de Bactéroïde est très intéressant à observer. Les cellules de l'écorce sont pleines de grains d'amidon. Comme dans tous les tubercules de Genistées les cordons libéro-ligneux sont des stèles binaires.

Examinant les coupes d'un très jeune tubercule, nous avons observé un fait qui a été décrit par M. MILOVIDOV dans les nodosités du Lupin. Il s'agit notamment de la formation d'un capuchon de Bactéries à chaque pôle du fuseau mitotique (Pl. XXVI, Fig. 5). Cet auteur s'exprime ainsi : «... En effet, les cellules du tissu bactéroïdien conservent leur pouvoir de division mitotique malgré la pré-

1. Pépinières de Vilmorin à Verrières.

sence d'une grande quantité de Bactéries... Des figures de caryokinèse peuvent être observées en grand nombre et à toutes les phases. Le fait le plus curieux est que les Bactéries se répartissent dans les cellules-filles, au cours de la division, en deux lots à peu près égaux, affectant la forme d'un capuchon. Ces capuchons sont placés aux pôles du fuseau mitotique et semblent repoussés par lui » (p. 159 p. 198). M. MILOVIDOV trouve que les cellules du tissu bactéroïdien conservent, pendant longtemps, la capacité de se diviser par mitoses, en dépit des Bactéries vivantes qu'elles contiennent. Ce fait n'est cependant pas général, mais tout au contraire, dès la pénétration du microorganisme les cellules envahies cessent de se diviser. Le cas du Lupin est une exception, ainsi que celui du tubercule de *Cytisus capitatus*, dont nous parlons plus haut. Parmi tant de jeunes cellules envahies, quelques-unes seulement présentent des noyaux en division et au stade de la métaphase on trouve les Bactéries disposées en capuchons aux pôles du fuseau mitotique. Naturellement les deux cellules-filles recevront ainsi chacune leur portion de Bactéries et ceci contribue à l'infestation des cellules du tubercule. Mais faut-il par là conclure avec M. Milovidov qu'il s'agit d'un troisième mode de propagation des Bactéries dans les tubercules et que « l'existence de dispositifs de contamination spéciaux (filaments infestants) devient superflue ? » Il est évident que la division du noyau d'une cellule déjà infestée ainsi que la disposition de la Bactérie aux deux pôles du fuseau mitotique représentent des phénomènes très intéressants, mais qui rentrent, malgré tout, dans le cadre des phénomènes exceptionnels. En tous cas nous confirmons les observations de M. Milovidov en ce qui concerne les divisions des cellules déjà envahies et la disposition des Bactéries en capuchons aux deux pôles du fuseau mitotique.

Dans un petit tubercule dont le développement était cependant avancé, nous avons trouvé la Bactérie complètement digérée à l'intérieur des cellules hospitalières, tan-

dis que dans les espaces intercellulaires cheminait une quantité de Bactéries, courtes et très chromatiques (Pl. XXVI, Fig. 4).

Cytisus purgans (L.) Willek (1).
(*Sarothamnus purgans* G. et G.)

Nous avons recueilli quelques tubercules de forme allongée, mesurant de 1 à 4 mm. de longueur. Fixation au REGAUD. Examinant les coupes, nous avons trouvé une médulle constituée uniquement par des cellules spéciales. Ces dernières ont subi une légère hypertrophie et dans la zone moyenne et basilaire elles possèdent une grande vacuole centrale (Pl. XXVI, Fig. 10). Cependant nous avons trouvé des tubercules où les cellules spéciales étaient remplies de Bactéries et sans aucune vacuole.

Le noyau des cellules envahies ne montre pas non plus une hypertrophie notable, mais se trouve très déformé (Pl. XXVI, Fig. 11, 12 et 13). Il a l'apparence d'une tache claire, parsemée de plusieurs petits points chromatiques. Son nucléole bourgeonne souvent. Il est probable que les petits points chromatiques que nous remarquons à l'intérieur du noyau proviennent de ce phénomène de bourgeonnement. En tous cas le noyau persiste souvent même après la digestion de la Bactérie.

Initialement le microorganisme qui provoque la formation de ces nodosités est un court bâtonnet qui mesure à peine $1,5\mu$, puis s'allonge, se recourbe, se gonfle pour nous donner l'aspect d'une Bactérie très polymorphe. On assiste ensuite à une vacuolisation et dans la zone basilaire le parasite est complètement digéré. Au même endroit nous trouvons une quantité de filaments muqueux qui cheminent dans les espaces intercellulaires et forment des renflements de place en place (Fig. 15 A. B. C. D. E.

F.). Quelquefois ces renflements sont énormes, de la taille d'une cellule et même plus grands (Fig. 15 G.). Nous avons remarqué en outre, qu'une grande partie des filaments muqueux est vide et sans Bactéries. Il y a lieu de supposer

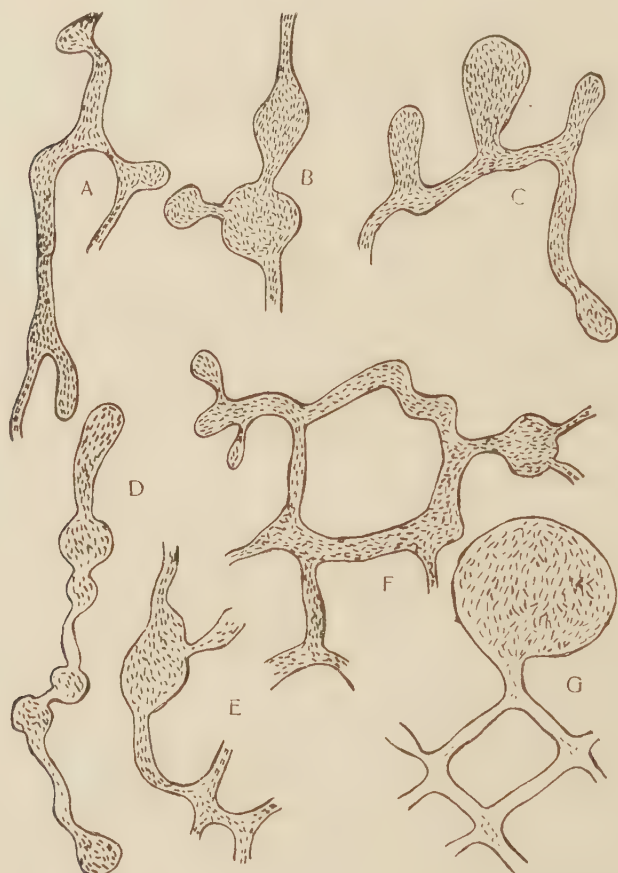


Fig. 15. — *Cytisus purgans* (L.) Willek. A., B., C., D., E., F. - filaments muqueux intercellulaires pleins de Bactéries; G. - un gros renflement d'un de ces filaments.

que la substance qui forme ces filaments muqueux n'a pas pu être résorbée, tandis que les Bactéries se sont toujours dirigées en avant pour venir dans ces renflements comme dans un réservoir (Fig. 15 G.). Nous admettons

qu'il y a une seconde infestation dans ces cas-là et que la Bactérie ne trouvant plus les conditions nécessaires à son développement reste toujours englobée dans cette matière gélatineuse qu'elle sécrète. Nous voulons mentionner que dans ces vésicules la Bactérie s'allonge un peu, se développe ainsi plus à l'aise que dans les filaments muqueux.

Cette Légumineuse n'est pas riche en amidon. Nous en trouvons quelques petits grains dans les cellules de la zone moyenne et dans les cellules de l'écorce. Les faisceaux conducteurs sont des stèles binaires plus ou moins parfaites.

Cytisus Purpureus Scop. (1).

Nous avons fixé les tubercules de cette plante à deux reprises à 15 jours d'intervalle. Fixation au liquide de REGAUD. Bien que mesurant à peine 1 mm. de diamètre, les nodosités ont déjà l'intérieur complètement détruit. Toute la médulle est désorganisée. Nous avons pu déterminer la forme de la Bactérie par les quelques rares cellules spéciales adossées aux cellules du voile qui restaient intactes. Ce sont de gros bâtonnets courts, mesurant environ $1\ \mu$ à $1,5\ \mu$. de longueur. Quelle est la cause de la désorganisation de ces tubercules ? Sont-ce les conditions défavorables du sol, ou la trop grande virulence du micro-organisme ? Nous l'ignorons.

Dans les tissus du manteau nous avons remarqué de gros filaments mycéliens, cloisonnés et uninucléés.

Cytisus scoparius Lk (2).
(*Sarothamnus scoparius* Wimm.)

Tubercules récoltés au mois de juin et fixés au REGAUD. Leur grosseur varie entre 1 et 2 mm. de diamètre. Médulles

1. Jardin des Plantes du Mus. d'Hist. nat. Paris.
2. Jardin des Plantes du Mus. d'Hist. nat. Paris.

secondaires fréquentes. Les cellules intermédiaires sont totalement absentes et les cellules spéciales et leurs noyaux sont à peine hypertrophiés. Au commencement les cellules hospitalières possèdent quelques petites vacuoles, et ces dernières se réunissent plus tard pour former une grande vacuole centrale (Pl. XXVI, Fig. 14 et 15). Les Bactéries sont des bâtonnets très chromophiles qui remplissent entièrement les cellules spéciales et dans ce cas nous n'apercevons aucune vacuole.

Ces tubercules sont pauvres en amidon et c'est à peine si nous en avons trouvé quelques petits grains.

Parmi les nodosités examinées nous en rencontrons une dont les coupes présentent des aspects très particuliers. Elle renferme des cellules à Bactéries dispersées un peu partout dans les tissus du tubercule, aussi bien dans la région du manteau que dans le voile et l'écorce. Les cellules du manteau surtout sont envahies par plusieurs espèces de Bactéries (Fig. 17 A) et par le mycélium d'un champignon. En outre le tubercule entier est traversé par des nématodes. Nous avons observé une pareille désorganisation dans un tubercule de *Coronilla hiberica*, qui a été envahi, en même temps que par la Bactérie par des hyphes mycéliens et par un nématode. Il n'y a qu'une différence, c'est que chez *C. hiberica* les hyphes appartiennent à un *Pythium*, tandis que dans le cas présent les périthèces, les asques et les ascospores nous permettent de constater que les hyphes appartiennent à un *Ascomycète*. D'autre part, ces organes de reproduction sexuelle ressemblent étonnamment à ceux de l'*Ascomycète* que nous avons trouvé dans les tissus du manteau d'un tubercule d'*Astragalus alopecuroïdes* et d'un autre tubercule de *Brachysema lanceolatum*. A notre grand regret nous n'avons pas pu retrouver tous les stades successifs du développement du périthèce, des asques et des ascospores. Néanmoins nos observations suffisent à l'identifier à l'*Ascomycète* du tubercule d'*Astragalus alopecuroïdes*. Ainsi les

filaments ont le même aspect, les périthèces ont la même taille et les asques et les ascospores la même grosseur, etc. En plus de cela, le mycélium forme comme dans les tubercules d'*Astragalus alopecuroïdes* et de *Brachysema lanceolatum* des chlamydospores identiques.

Nous voulons décrire l'aspect de ce tubercule envahi par trois parasites différents (Fig. 16). Les coupes nous montrent une racine binaire dont l'endoderme et l'écorce, qui ont proliféré, entourent le tubercule. Nous sommes en présence de deux médulles secondaires. Une de ces médulles est tout à fait normale avec des cellules spéciales, bourrées de Bactéries et quelques filaments mycéliens, l'autre au contraire est complètement désorganisée. Son centre est occupé par un très grand périthèce mesurant 85 μ de diamètre, et son écorce abrite des filaments mycéliens. Quelques cellules spéciales seulement remplies de Bactéries représentent les vestiges de l'ancienne médulle. Notons que les deux premières assises cellulaires du périthèce hébergent un grand nombre de Bactéries. Un autre fait assez intéressant à signaler c'est que les cellules envahies par le mycélium de l'Ascomycète contiennent des précipitations très caractéristiques non chromophiles conservant leur teinte naturelle jaune verdâtre. Ces précipitations nous permettent de découvrir la présence du champignon même au faible grossissement du microscope. En voyant une zone renfermant de pareilles précipitations nous recherchons tout de suite les filaments mycéliens et leurs organes de reproduction. Il se peut qu'il y ait une relation entre la présence du champignon et celle de ces précipitations. Le nématode se trouve installé dans les cellules du manteau, mais souvent il pénètre plus profondément dans les tissus du tubercule, c'est-à-dire jusque dans les cellules de l'écorce. La plupart des périthèces se trouvent parmi les cellules du manteau et on les rencontre exceptionnellement au centre de la médulle. Les filaments mycéliens sont des hyphes cloisonnés, uninucléés et d'un diamètre

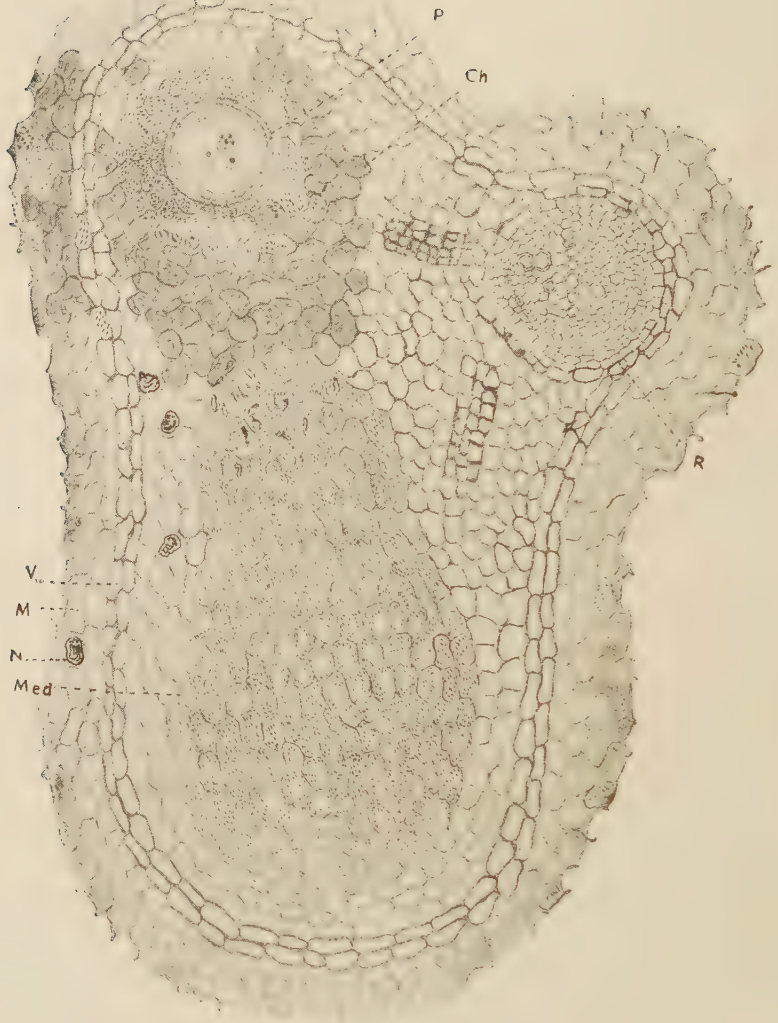


Fig. 16. — *Cytisus scoparius* Lk. Coupe d'un tubercule. Méd. - médulle
N - nématode ; M. - manteau ; V. - voile ; P. - périthèce ; Ch. - champignon ; R. - racine.

de 4 à 5 μ . Nous donnerons la description complète du Champignon dans un autre chapitre.

Dans une coupe tout à fait superficielle, c'est-à-dire n'atteignant pas la médulle, nous trouvons des cellules occupées par des microorganismes que nous rencontrons pour la première fois dans les tubercules. Ce sont de longs



Fig. 17. — *Cytisus scoparius* Lk. A. - Cellules du manteau pleines de différentes espèces de Bactéries ; B. - Cellules également du manteau contenant un microorganisme... ?

et très fins bâtonnets, renflés au milieu ou à leurs extrémités. Il se peut que ce soient des stades de sporulation d'une Bactérie (Fig. 17 B). Les faisceaux conducteurs sont des stèles binaires.

Deuxième fixation au REGAUD de : *Cytisus scoparius* var. *Andreanus* Hort (1). Sur les racines de cette plante

1. Pépinières de Vilmorin à Verrières.

ligneuse, nous avons recueilli au mois de juin quelques petits tubercules arrondis. Voilà ce que nous trouvons dans les coupes de ces nodosités : des médulles secondaires, formées uniquement par des cellules spéciales qui possèdent une couche pariétale de grains d'amidon et sont très faiblement hypertrophiées (Pl. XXVI, Fig. 19, 20 et 21). La bactérie qui est un bâtonnet au commencement, évolue en un microorganisme très déformé et recourbé, puis se renfle et devient une sphérule qui conserve souvent un prolongement comme une petite queue. Mais ce qui est très caractéristique pour cette Bactérie c'est qu'elle s'arque fortement à un moment de son développement, avant de se renfler à l'une de ses extrémités. Dans les différents tubercules la forme initiale de la Bactérie mesure entre 0,6 à 1 μ , tandis que la forme renflée a un diamètre de 1,5 μ . Nous remarquons qu'une partie des Bactéries dans la zone de la base ont perdu leur chromophilie, mais nous n'avons pas assisté à une digestion complète du parasite. Il est bien probable que les nodosités que nous avons examinées se trouvaient à un stade assez jeune et que la digestion des Bactéries n'était pas encore survenue. Le noyau résiste assez bien. Il se déforme un peu et son nucléole montre des bourgeonnements (Pl. XXVI, Fig. 21).

Les cellules de l'écorce du tubercule sont bourrées de grains d'amidon, ainsi que les cellules de l'écorce de la racine. Les faisceaux conducteurs sont des stèles binaires qui montrent certains passages à une structure de faisceaux collatéraux.

Dans ces tubercules de *Cytisus Scoparius* var. *Andreanus* comme dans ceux de la première fixation de *Cytisus Scoparius* nous trouvons la présence du mycélium et des organes de reproduction de l'*Ascorhiza leguminosarum*.

Troisième fixation des tubercules de *Cytisus scoparius* au REGAUD.

Cette fois les nodosités ont été recueillies pendant les vacances de 1926 sur plusieurs pieds de Genêts qui fleu-

rissaient à Besse-en-Chandesse (Auvergne) dans les environs du lac Pavin. Leur forme était allongée et quelques-unes mesuraient jusqu'à 6 mm. de longueur. Ce matériel nous a montré des différences assez grandes en comparaison des autres fixations de la même espèce, mais ne provenant pas du même endroit. La médulle, qui est quelquefois subdivisée en médulles secondaires, contient des cellules spéciales et des cellules intermédiaires. Ces dernières manquent dans les médulles des nodosités des deux premières fixations. Il y a aussi une grande abondance de grains d'amidon qui remplissent les cellules de l'écorce, et les cellules intermédiaires en formant une couche pariétale dans les cellules hospitalières (Pl. XXVI, Fig. 17). L'hypertrophie des cellules spéciales est très prononcée ainsi que celle du noyau, dont le nucléole bourgeonne souvent. Dans les cellules de la base le noyau se trouve complètement désorganisé.

D'après nos observations nous dégageons la conclusion suivante : Quand le noyau est très fortement attaqué, dès la pénétration du filament muqueux, il est condamné à périr tôt ou tard. Mais si dans les cellules où le microorganisme est en voie de digestion, le noyau persiste encore, c'est que la Bactérie n'a pas fait irruption en masse autour du noyau et que ce dernier a eu le temps de réagir.

Certaines cellules spéciales possèdent de grandes vacuoles centrales, d'autres pas du tout. La forme initiale de la Bactérie mesure $0,6\ \mu$ à $0,7\ \mu$ de longueur, puis s'allonge rapidement, se gonfle en formant des éléments cylindriques, qui s'arrondissent de plus en plus et deviennent de véritables petites sphères. Après le stade sphérulaire la digestion commence, et la Bactérie devient de moins en moins chromophile (Pl. XXVI, Fig. 18). Dans les tubercules âgés, vers la zone basilaire il ne reste plus des Bactéries qu'un résidu albuminoïde, et celui-ci étant à son tour utilisé par la plante nous trouvons des cellules presque vides avec quelques débris amorphes. Dans presque tous

les tubercules de différents *Cytisus* nous trouvons que les Bactéries passent par un stade de bâtonnets renflés, recourbés, recroquevillés, tandis que les nodosités de la dernière fixation de *Cytisus scoparius*, dont nous parlons ici, ne nous montrent plus ces formes, ou très rarement. Le bâtonnet se gonfle et devient une sphérule, plus ou moins régulière, d'un diamètre de $1,5\ \mu$.

Vers le sommet du tubercule, non loin du point de végétation, parmi les jeunes cellules du méristème, nous trouvons une grande quantité de filaments muqueux. Tantôt ces derniers sont fins et ne contiennent qu'une rangée de Bactéries, tantôt ils sont plus gros, renflés par place et surtout au contact du noyau (Pl. XXVI, Fig. 16). Ces branches du filament muqueux ne se résorbent pas facilement aussi nous les rencontrons même dans des cellules de la zone moyenne et de la zone basilaire, conservées intactes (Pl. XXVI, Fig. 18). Ils sont toujours très visibles, cheminant d'une cellule à l'autre, s'amincissant en traversant les membranes et se gonflant immédiatement à la sortie en les écartant. Quelquefois cependant ils traversent les membranes sans subir aucun changement morphologique. Dans les préparations colorées à l'hématoxyline les ramifications du filament muqueux se colorent en gris foncé et les Bactéries qu'elles contiennent en noir. L'emploi de la triple coloration nous a donné de très bons résultats. Les cellules prenaient l'orange, ainsi que le noyau, le nucléole, la Safranine et les Bactéries du filament muqueux étaient nettement violettes. La figure 1 dans le Pl. XXVII nous représente quelques cellules du méristème où arrive le filament muqueux, porteur des Bactéries colorées en violet. La triple coloration nous permet, par le fait qu'elle colore les Bactéries en violet jusqu'au commencement de la diminution de leur chromophilie d'observer les différents stades de la perte de chromatine lorsque cette dernière survient. Comme toutes les Bactéries ne perdent pas simultanément leur chromophilie nous trouvons certaines

cellules spéciales de la zone basilaire renfermant des sphérules jaunes (orange G.) c'est-à-dire presque sans chromatine et pour lesquelles la digestion est commencée, des sphérules roses avec peu de chromatine, se colorant par la Safranine, et des sphérules violettes très chromatiques prenant le violet (Pl. XXVII, Fig. 2). Cette même coloration de Flemming nous a permis de voir en outre un phénomène très intéressant. Dans la zone basilaire, beaucoup de cellules hospitalières ne contiennent plus que quelques sphérules incolores et des résidus albuminoïdes. La Bactérie est déjà digérée et l'amidon dans les cellules intermédiaires voisines est également utilisé. Dans les espaces intercellulaires enfin et même dans les cellules presque vides, circulent de gros filaments muqueux, mesurant plusieurs μ de diamètre (Pl. XXVII, Fig. 3 et Fig. 18 dans le texte). Très souvent ces filaments déversent leur contenu dans ces cellules pour la deuxième fois hospitalières et on voit ressortir en violet les bâtonnets de la deuxième infestation sur la masse jaunâtre albuminoïde et partiellement amorphe, laissée par les premières Bactéries. S'agit-il vraiment d'une deuxième infestation ? Nos observations nous permettent de répondre affirmativement. On peut se demander aussi si la même Bactérie est l'agent de cette seconde infestation, et dans l'affirmative pourquoi les ramifications du filament muqueux sont aussi grosses, etc. ? Nous supposons, que la deuxième infection se fait par la même Bactérie et nous nous expliquons la grosseur inusitée des filaments muqueux par le fait que ces derniers n'ont plus à traverser de jeunes tissus se défendant vigoureusement, mais des cellules déjà en grande partie détruites et ne pouvant pas offrir une grande résistance. La Bactérie qui se trouve dans le sol ne s'infiltré plus dans les tissus du vieux tubercule à faible résistance par des filaments fins, mais par des tubes plus volumineux. Quelques-unes de ces Bactéries s'allongent et grossissent un peu lorsqu'elles pénètrent dans les cellules ; la plus grande

partie se multiplie peut-être, en conservant leur forme initiale de courts bâtonnets et leur forte chromophilie. Ajoutons que les cordons libéro-ligneux montrent des pas-

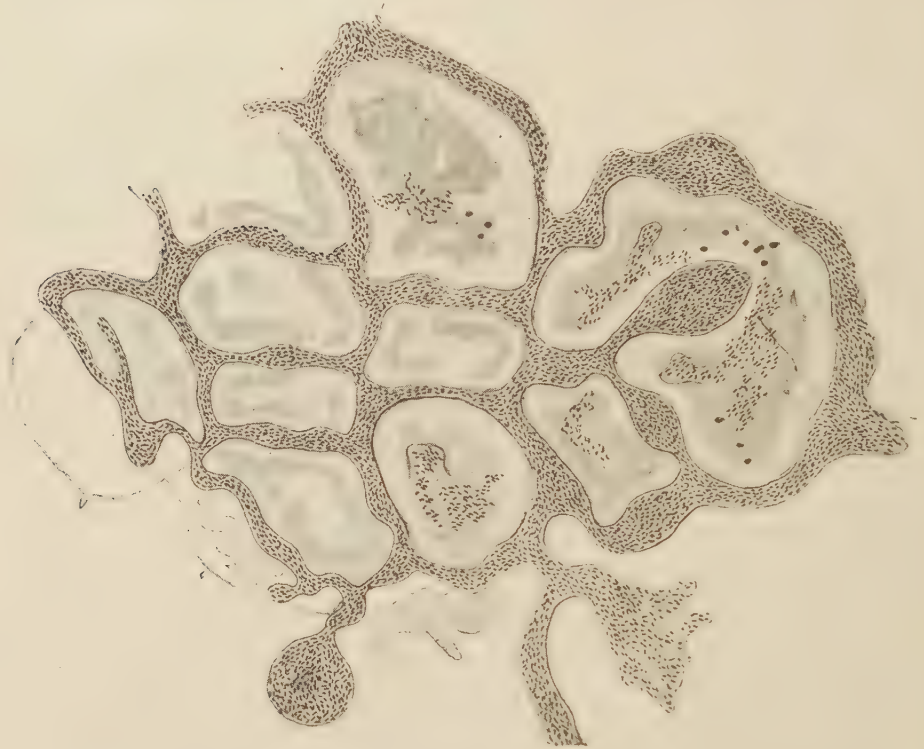


Fig. 18. — *Cytisus scoparius* Lk. Gros filaments muqueux ch. minant dans les espaces intercellulaires entre les cellules spéciales et y pénétrant dans ces dernières où le premier hôte est déjà digéré.

sages des stèles binaires à des faisceaux collatéraux.

Les tubercules de cette *Légumineuse* ont été étudiés par M. P.-A. Dangeard. Nous y trouvons en grande partie les mêmes caractères que ce savant a décrits.

Cytisus sessilifolius L. (1).

Tubercules de forme ovoïde, mesurant de 1 à 2 mm. de longueur. Fixation au Regaud. L'aspect des coupes ressemble à celui de la plupart des coupes des tubercules des autres Cytises. A l'intérieur de la nodosité nous trouvons souvent des médulles secondaires, c'est-à-dire de petits îlots de cellules spéciales. Les cellules intermédiaires font défaut et les cellules hospitalières ne sont presque pas hypertrophiées (Pl. XXVI, Fig. 22 et 23). Les noyaux sont légèrement déformés et disparaissent complètement dans la zone basilaire. Dans certaines cellules spéciales nous trouvons une grande vacuole centrale, dans d'autres nous en apercevons quelques petites ou pas du tout. Les membranes des cellules hospitalières ne sont pas très résistantes et sont désorganisées très tôt. Nous avons examiné des tubercules relativement petits et qui montraient déjà des cellules spéciales à membranes complètement déchirées et détruites, ce qui formait des cavités au milieu de la médulle. Les Bactéries sont très chromophiles et se colorent fortement en noir par l'hématoxyline ferrique. La forme initiale a de $0,6\ \mu$ à $0,9\ \mu$ de longueur. On croit parfois voir des éléments bactériens beaucoup plus longs, qui ne sont en réalité qu'une chaînette de 2 à 4 Bactéries. Ces dernières s'allongent, se recourbent fortement puis se gonflent et forment des sortes de petits corpuscules cylindriques ou sphériques irréguliers (Pl. XXVI, Fig. 23). La digestion de la Bactérie qui coïncide avec la destruction des membranes cellulaires commence après ce stade. Quelquefois la digestion des Bactéries commence plus tôt, lorsque le microorganisme a encore la forme d'un long bâtonnet recourbé ou non. Le filament muqueux est très fin. Les cellules de l'écorce contiennent de gros grains d'amidon qui

1. Pépinière Vilmorin, Verrières, juin 1926.

est digéré dans la zone basilaire du tubercule. Les stèles binaires qui se trouvent dans l'écorce montrent des passages vers des faisceaux collatéraux.

Parmi les cellules spéciales détruites, nous trouvons une quantité de filaments muqueux plus gros cheminant dans les espaces intercellulaires.

Les cellules du manteau contiennent quelques filaments mycéliens et quelques groupes de Bactéries.

Cytisus virescens (1).

Les tubercules sont sphériques ou légèrement ovoïdes. Fixation au FLEMMING. Les coupes montrent une médulle proprement dite composée uniquement par des cellules spéciales (Pl. XXVI, Fig. 25), légèrement hypertrophiées et possédant parfois une vacuole centrale. Le noyau des cellules hospitalières est également hypertrophié et présente une structure réticulée avec un nucléole et quelques grains chromatiques (Pl. XXVI, Fig. 26 et 27). Le nucléole bourgeonne, non seulement dans les cellules envahies, mais même dans les cellules du méristème. Le microorganisme des tubercules de *Cytisus virescens* est un fin bâtonnet de $0,6\ \mu$ à $0,7\ \mu$ de longueur, puis en s'allongeant il se renfle à l'une de ses extrémités, se recourbe légèrement et commence à perdre sa chromophilie. En tous cas nous n'avons pas observé de digestion pour une grande partie des Bactéries. Vers la base du tubercule, les membranes des cellules hospitalières sont déchirées et résorbées de place en place.

Les cellules de l'écorce contiennent une grande quantité de grains d'amidon à hile central.

Au sommet du tubercule nous avons remarqué une mitose s'effectuant dans une cellule déjà envahie par les Bactéries, mais ces dernières n'étaient pas disposées en

1. Pépinière Vilmorin, Verrières, août 1926.

capuchon aux pôles du fuseau mitotique, comme c'était le cas chez *Cytisus capitatus* (Pl. XXVI, Fig. 24). Cordons libéro-ligneux comme chez les autres cytises avec des passages de stèle binaire aux faisceaux collatéraux à bois externe.

TRIFOLIEAE

Ononis Natrix L. (1).

Nodosités de forme allongée. Fixation au REGAUD. Dans certains tubercules il y a des médulles secondaires. Cellules spéciales très hypertrophiées et mélangées à quelques rares petites cellules intermédiaires, bourrées de gros grains d'amidon (Pl. XXVIII, Fig. 8). Les cellules hospitalières ont souvent une grande vacuole centrale dans laquelle nous trouvons un léger précipité, peu chromophile (Pl. XXVIII, Fig. 8). Autour de cette vacuole la Bactérie forme une couronne qui ne touche pas à la membrane cellulaire contre laquelle se trouvent adossés de gros grains d'amidon. Le noyau des cellules spéciales s'hypertrophie également, son nucléole se vacuolise et bourgeonne. Nous voyons le noyau persister longtemps mais il se désagrège petit à petit dans la zone basilaire. Au moment de sa pénétration dans les tissus, la Bactérie est un court bâtonnet de quelques dixièmes de μ , qui s'allonge par la suite, grossit, se renfle à l'une de ses extrémités, devient piriforme et finalement commence à perdre sa chromophilie avant d'être complètement digéré. Nous trouvons souvent quelques Bactéries dans les cellules intermédiaires parmi les grains d'amidon (Pl. XXVIII, Fig. 8). Vers le sommet du tubercule on distingue le filament muqueux ramifié, qui forme de véritables vésicules au contact du noyau et au passage d'une cellule à l'autre (Pl. XXVIII, Fig. 9, 10).

Les membranes cellulaires sont écartées au point de pas-

1. Vilmorin, Verrières, juin 1926.

sage du filament muqueux où celui-ci se gonfle pour s'amincir de nouveau dans la cellule où il pénètre et donne des ramifications et des vésicules au voisinage du noyau (Pl. XXVIII, Fig. 10). Quelquefois nous le trouvons cheminant dans les espaces intercellulaires, écartant les membranes à son passage et envoyant des ramifications à l'intérieur des cellules limitrophes. Nous remarquons aussi que le filament muqueux persiste même dans une zone où les Bactéries sont très avancées dans leur évolution (Pl. XXVIII, Fig. 11 et 12).

Les ramifications du filament sont très caractéristiques (Pl. XXVIII, Fig. 13 et 14). L'écorce de ces tubercules est formée de quelques assises cellulaires pauvres en amidon. Les faisceaux conducteurs sont des stèles binaires avec passage à des faisceaux collatéraux.

Ononis repens L. (1).

Cette espèce a été récoltée parmi quelques autres *Légumineuses* ligneuses, dans un terrain sec et sablonneux qui ne favorisait vraisemblablement pas le développement de tubercules abondants. Les rares nodosités que nous avons trouvées en bon état ont une forme allongée. Fixation au REGAUD. Les coupes montrent beaucoup de ressemblance avec les tubercules d'*Ononis Natrix*.

Les cellules spéciales possèdent de grandes vacuoles centrales, avec des précipitations, mais sont souvent un peu moins volumineuses. La Bactérie a presque la même évolution, bien qu'elle s'allonge plus que la Bactérie des tubercules d'*Ononis Natrix* avant de s'arrondir. A l'état de longs et gros bâtonnets mesurant jusqu'à 3μ ce microorganisme a une disposition radiale dans la cellule hôtalière par rapport à la membrane cellulaire (Pl. XXVIII, Fig. 6). La Bactérie prend un aspect piriforme ou légère-

1. Besse en Chandesse (Auvergne), août 1926.

ment sphérique (Pl. XXVIII, Fig. 7), mais n'échappe pas à la digestion par la cellule hospitalière. Cette digestion commence par les éléments qui se trouvent au centre des cellules infestées. A la fin il ne reste qu'une masse albuminoïde et amorphe. Le peu de protoplasme qui persiste dans les cellules envahies forme une sorte de réticulum dans lequel les sphérules sont englobées (Pl. XXVIII, Fig. 7). Le noyau s'hypertrophie, mais le nucléole reste petit au centre du nucléoplasme finement granuleux. A mesure que la Bactérie est digérée, le noyau s'altère de plus en plus en laissant des traces de nucléoplasme certainement sans aucune fonction.

Ce qui est intéressant à noter dans les tubercules d'*Ononis repens*, c'est l'absence presque totale d'amidon dans les cellules intermédiaires et dans celles de l'écorce où tout se passe comme si ces grains de réserve étaient remplacés par une quantité de précipitations. La forme de ces dernières est très variable, mais le plus souvent elles sont arrondies avec des taches plus claires à l'intérieur, ce qui leur donne une structure alvéolaire (Pl. XXVIII, Fig. 6). M. P.-A. DANGEARD a étudié également l'*Ononis repens* et a vu quelques formes ramifiées de la Bactérie, mais il ajoute que « *l'évolution la plus ordinaire de (ces Bactéries) est celle qui donne naissance à des sphérules serrées les unes contre les autres, entourant la grande vacuole* ». A part l'absence des formes ramifiées, notre description correspond à ce qu'a observé ce savant dans cette espèce.

Ononis viscosa L. (1).

Les tubercules de forme très allongée, ont une couleur jaune sable. Fixation au REGAUD.

Si l'on examine plus spécialement dans les coupes de ces tubercules la médulle, c'est-à-dire ce parenchyme occupé

par les Bactéries, on trouve des cellules hospitalières très hypertrophiées renfermant une quantité de gros grains d'amidon disposés pariétalement. Souvent les grains d'amidon sont si nombreux dans les cellules envahies que les Bactéries occupent seulement les travées protoplasmiques qui restent entre ces grains (Pl. XXVIII, Fig. 4). Dans chaque cellule spéciale nous trouvons une grande vacuole centrale ou deux à trois plus petites (Pl. XXVIII, Fig. 1, 2, 3 et 5). La grande vacuole centrale existe même dans les cellules hospitalières nouvellement infestées.

Le noyau des cellules à Bactéries est très hypertrophié; son nucléole également très volumineux est chromatique, possède souvent des lacunes très claires, qui indiquent une vacuolisation (Pl. XXVIII, Fig. 1 et 2). Ce phénomène s'aperçoit même dans des cellules spéciales assez jeunes. Le noyau occupe en général le centre de la cellule ou se trouve un peu déjeté de côté, mais en tous cas il confine toujours au vacuome (Pl. XXVIII, Fig. 2 et 3).

La Bactérie passe par les mêmes stades d'évolution que nous avons déjà décrits pour le microorganisme des tubercules des autres espèces d'*Ononis*. C'est d'abord un court bâtonnet qui s'allonge, grossit, devient piriforme, puis s'arrondit et prend la forme d'une sphérule. Cependant même dans la zone basilaire nous rencontrons beaucoup plus de Bactériés piriformes que de sphérules. Au premier abord il est facile de prendre toutes ces formes arrondies pour des sphérules, mais en observant bien on distingue leur léger allongement en forme de petites poires. L'utilisation de l'amidon et la destruction du noyau commencent avec la digestion du microorganisme par les cellules hospitalières. Les cellules intermédiaires sont bourrées de gros grains d'amidon.

Le système conducteur est représenté par des faisceaux collatéraux ordinaires à bois externe et à liber interne. Quelquefois les espaces intercellulaires renferment des Bactéries. Dans cet habitat les Bactéries conservent leur

forme initiale sans subir aucune évolution même dans la zone basilaire (Pl. XXVIII, Fig. 2). Les cellules spéciales des tubercules d'*Ononis viscosa* montrent une grande résistance vis-à-vis de la Bactérie.

Nous avons obtenu de très belles préparations de ces nodosités, dont la coloration remarquable ne peut être malheureusement ni décrite ni reproduite (Pl. XLIV).

Medicago arborea L. (1).

Les tubercules de forme allongée ont de 2 à 3 mm. de diamètre. Fixation au REGAUD.

La médulle est souvent divisée en médulles secondaires. Les cellules spéciales sont très hypertrophiées et mélangées aux cellules intermédiaires, pleines de gros grains d'amidon. Mais il y a des tubercules où les cellules intermédiaires en petit nombre, contiennent un petit groupe de Bactéries situées dans les mailles protoplasmiques entre les grains d'amidon (Pl. XXIX, Fig. 4). Dans presque toutes les cellules hospitalières il y a une couche pariétale d'amidon et même deux ou trois (Pl. XXIX, Fig. 3). Il nous semble qu'il existe une relation entre les cellules spéciales à couche pariétale d'amidon et les cellules intermédiaires, c'est-à-dire que, lorsque nous avons affaire à un tubercule pauvre en cellules intermédiaires, nous rencontrons un nombre plus considérable de cellules spéciales à gros grains d'amidon, disposés en couche pariétale.

Immédiatement au-dessous des cellules du méristème en division, nous trouvons des cellules du même tissu incapables de se diviser ultérieurement car elles sont envahies par de fines ramifications du filament muqueux. Ce dernier mesure à peine $1,5\ \mu$ de diamètre et se colore lui-même faiblement par l'hématoxyline, tandis que les

Bactéries qu'il contient sont très chromatiques et disposées en une seule file (Pl. XXIX, Fig. 1).

Dès la pénétration de la Bactérie le noyau subit une hypertrophie notable ainsi que son nucléole (Pl. XXIX, Fig. 1 et 2).

Dans les premières couches des cellules de la zone moyenne, nous trouvons des cellules spéciales, fortement hypertrophiées avec des couches pariétales d'amidon et des Bactéries. Ces cellules sont souvent vacuolisées, mais si la vacuole fait défaut, la Bactérie occupe toute la cellule (Pl. XXIX, Fig. 3). Dans cette même zone on peut voir les cellules intermédiaires bourrées de gros grains d'amidon et contenant quelques Bactéries (Pl. XXIX, Fig. 4).

L'hypertrophie des cellules spéciales de la zone basilaire atteint son maximum et les grains d'amidon sont en grande partie digérés, tandis que les Bactéries touchent à la membrane cellulaire. Le centre de ces cellules est occupé par une ou deux grandes vacuoles et leur noyau est très déformé ou complètement désorganisé (Pl. XXIX, Fig. 6). Dans les cellules à grande vacuole les Bactéries sont disposées radialement et constituent une couronne plus ou moins chromophile (Pl. XXIX, Fig. 5 et 6). Si l'on suit l'évolution de la Bactérie dans les tubercules de *Medicago arborea* à travers les différentes zones, on constate d'abord, que la forme initiale est un court bâtonnet d'à peu près $1\ \mu$ de longueur. Ce bâtonnet s'allonge et devient filamenteux, puis il grossit et prend la forme d'un gros bâtonnet cinq à six fois plus long que large, renflé à l'une de ses extrémités ou aux deux et mesurant jusqu'à $7\ \mu$. Nous avons aperçu quelques formes ramifiées et un peu vacuolisées qui ne sont autre chose que des Bactéroïdes (Pl. XXIX, Fig. 7). Finalement la chromophilie de ces longues Bactéries diminue. Nous avons vu dans une même cellule envahie, des Bactéries fortement colorées et d'autres presque incolores (Pl. XXIX, Fig. 5). En tous

cas, nous n'avons pas assisté à une digestion complète du microorganisme par les cellules hospitalières. Sa disposition dans les cellules spéciales est très caractéristique. Dans les cellules à grande vacuole l'extrémité renflée de la Bactérie touche, en général, la vacuole (Pl. XXIX, Fig. 5 et 6) et dans les cellules à couches pariétales d'amidon, c'est le contraire, car l'extrémité renflée est tournée du côté de la membrane cellulaire, c'est-à-dire, vers les grains d'amidon (Pl. XXIX, Fig. 3). On a l'impression que dans les deux cas la Bactérie s'oriente du côté où il y a le plus d'espace libre.

Le noyau au gros nucléole, dont nous avons parlé à propos des cellules nouvellement infestées, a subi bien des déformations pendant l'évolution du parasite. Il devient très hypertrophié et très chromatique (Pl. XXIX, Fig. 2), puis sa résistance diminue et il finit par dégénérer complètement.

Nous avons souvent trouvé de petits tubercules d'une teinte foncée, déchirés et desséchés : ce sont des nodosités, dont les tissus n'ont pas résisté longtemps aux Bactéries. S'il y a une symbiose, elle existe entre la plante en général et le microorganisme, mais les cellules qui hébergent les Bactéries n'en profitent pas, elles sont simplement le théâtre de toutes ces réactions qui vont permettre à la plante de tirer profit de la présence de la Bactérie dans certains de ses tissus.

Les tubercules de *Medicago arborea* sont très riches en amidon. Nous en rencontrons pas seulement dans les cellules intermédiaires et les cellules de l'écorce, mais encore dans les cellules spéciales disposé en couches pariétales. Ces grains d'amidon sont plutôt simples et polyédriques ; ils affectent probablement cette dernière forme parce qu'ils sont comprimés à l'intérieur des cellules. Dans la zone basilaire, les grains d'amidon sont totalement digérés. En tous cas ces grains sont plus vite digérés dans les cellules spéciales.

Les cordons libéro-ligneux sont des faisceaux collatéraux, assez nombreux et disposés dans l'écorce du tubercule.

Il y a encore un fait qui mérite de retenir notre attention. Dans les cellules intermédiaires où nous trouvons quelques Bactéries entre les grains d'amidon, le noyau fait toujours défaut, comme si la place de ce dernier était occupée par le microorganisme (Pl. XXIX, Fig. 4). Le noyau a-t-il été détruit après la pénétration de la Bactérie ou se trouve-t-il tout simplement recouvert par le parasite ?

M. P.-A. DANGEARD a étudié également les tubercules du genre *Medicago* représenté par les espèces : *Medicago sativa*, L., *M. Lupulina* L. et *M. maculata*. Il y a beaucoup de ressemblance entre ce qu'il a trouvé dans les tubercules de ces espèces herbacées et ce que nous avons trouvé dans *Medicago arborea*, qui est une Légumineuse ligneuse. Ce savant constate que les nucléoles des cellules nouvellement infestées sont très gros. Nous avons insisté aussi sur le même fait. Il trouve également des couches pariétales d'amidon dans les cellules parasitées et de grandes vacuoles centrales. Il y a cependant quelques différences, par exemple : tandis que les Bactéries de *Medicago sativa* L. sont complètement digérées, nous n'avons observé dans les tubercules de *M. arborea* aucune digestion du microorganisme par les cellules hospitalières. En tous cas l'évolution de la Bactérie au commencement est la même pour l'espèce herbacée et pour l'espèce ligneuse. M. DANGEARD ajoute que les Bactéroïdes sont rares dans cette espèce, et nous même, nous n'avons vu que quelques-unes de ces formes ramifiées. Parmi les nombreux tubercules examinés dans cette espèce, il y en a quelques-uns où la Bactérie a évolué vers des formes moins allongées, mais plutôt arrondies. M. DANGEARD a trouvé une pareille évolution du microorganisme dans les tubercules du *M. Lupulina* L.

Trifolium alpinum L. (1).

Chaque pied possédait quelques tubercules ovoïdes de 2 à 3 mm. Fixation sur place au REGAUD. La médulle de ces nodosités contient des cellules spéciales très hypertrophiées, mélangées aux cellules intermédiaires, pleines d'amidon et beaucoup plus petites (Pl. XXIX, Fig. 10). Nous n'avons trouvé rien de particulier dans les couches externes du tubercule, c'est-à-dire dans les cellules du manteau, ni dans celles du voile. Les cellules spéciales sont, le plus souvent, bourrées de Bactéries et les vacuoles centrales sont rares ou manquent complètement ; elles possèdent, en outre, de gros grains d'amidon pariétaux (Pl. XXIX, Fig. 10). Le noyau augmente de volume dès la pénétration des Bactéries dans les cellules ; il renferme un à deux nucléoles très chromatiques. En employant la triple coloration de Flemming, le nucléole se colore en rose vif allant au rouge, le nucléoplasme se teignant en jaune claire comme les Bactéries en digestion, tandis que les Bactéries intactes, sont encore chromophiles et prennent le violet (Pl. XXVII, Fig. 4). La forme initiale du microorganisme est un court bâtonnet qui s'allonge beaucoup et mesure jusqu'à 5 à 6 μ . M. P.-A. Dangeard a étudié les tubercules de quelques espèces du genre *Trifolium*. Il a trouvé que les Bactéries s'allongent d'abord, pour devenir piriformes et évoluer finalement en sphérules. La Bactérie du *T. alpinum* commence au contraire à se vacuoliser, après son stade filamenteux et ne se transforme pas en sphérule. Ceci est vrai pour tous les tubercules de cette Légumineuse que nous avons examinés, mais nous pouvons admettre que, dans d'autres tubercules de la même plante, la Bactérie puisse y avoir une évolution différente et se transformer en sphérules. Comme nous l'avons dit plus haut, les formes filamenteuses de cette

1. Environs du lac Pavin (Auvergne), août 1926, 1.200 m. d'altitude.

Bactérie se vacuolisent, perdent leur chromophilie, mais ne sont pas digérées même dans les cellules spéciales de la zone basilaire du tubercule. Cette Bactérie filamenteuse n'a pas une forme régulière, elle est souvent recourbée, gonflée à l'une des extrémités, et au centre, etc. Nous avons aperçu quelques rares formes ramifiées. Ces nodosités sont très riches en amidon, les cellules intermédiaires et les cellules de l'écorce en sont pleines. Les grains sont de taille plus petite au centre des cellules, et plus volumineuse vers la périphérie (Pl. XXIX, Fig. 11). Dans l'écorce il y a de nombreux faisceaux collatéraux à bois externe et liber interne. Le filament muqueux que nous avons vu dans la zone antérieure où se fait l'infestation et même dans les cellules déjà pleines de Bactéries, a un diamètre de $1,5\ \mu$ à $2,5\ \mu$ (Pl. XXIX, Fig. 9).

Il nous semble bien que ces tubercules sont produits par la même Bactérie qui forme les nodosités des autres espèces du genre *Trifolium* bien que *T. alpinum* ait été recueilli à une altitude de 1.200 m. Donc nous devons supposer qu'aux différentes altitudes il y a dans la terre les mêmes germes, les mêmes microorganismes.

LOTEAE

Dorycnium hirsutum D. C. (1).

Les nodosités sont des sphérules réunies par 3-4 ensemble. Fixation au REGAUD et au FLEMMING. Nous en avons examiné quelques-unes toutes petites de 0,5 mm. de diamètre et d'autres un peu plus grosses. Nous n'insistons pas en général sur la couleur des tubercules, elle est presque la même pour les nodosités des différentes espèces des Légumineuses, en outre il nous semble que la couleur est

1. Pépinière Vilmorin, Verrières.

en relation avec les conditions dans lesquelles poussent les racines de la plante. Dans un terrain suffisamment humide, les tubercules sont d'une couleur d'ivoire, c'est-à-dire très claire, par contre dans un endroit sec ils sont d'un brun foncé. Leur couleur dépend encore de leur âge et les jeunes sont plus clairs que ceux qui sont déjà partiellement détruits.

La médulle de ces tubercules est souvent divisée en médulles secondaires.

Les nombreux tubercules de *Dorycnium hirsutum*, que nous avons examinés, ont des aspects différents.

Un premier groupe de tubercules a les caractères suivants : médulle formée par des cellules spéciales très hypertrophiées et des cellules intermédiaires peu nombreuses, cellules spéciales possédant souvent une grande vacuole centrale ou deux-trois sur la même ligne, ou enfin sans aucune vacuole. Nous croyons qu'il faut citer à ce propos M. P.-A. DANGEARD. Voici ce qu'il dit au sujet des vacuoles des cellules spéciales des tubercules du *Pisum sativum* L. : « jusqu'ici les Bactéries s'étaient montrées sous la forme de bâtonnets ou de courts filaments qui en pullulant, envahissaient la cavité cellulaire jusqu'au noyau d'un pseudotissu dense, en faisant même souvent disparaître toute trace de vacuole » (63 p. 47). Par la triple coloration certaines cellules spéciales se colorent en violet intense et il est très facile de distinguer nettement la forme des Bactéries qui prennent cette couleur. D'autres cellules spéciales se colorent en jaune foncé dans lesquelles on ne peut pas très bien distinguer l'aspect des Bactéries. On se rend compte que la Bactérie se trouve dans un état de digestion, mais il y a un point difficilement explicable. Dans cette masse plus ou moins colorée et divisée en petits amas sphériques nous ne pouvons pas distinguer la forme du micro-organisme qui a été altérée. La présence fortuite de Bactéries très chromophiles dans ces amas nous aide à comprendre ce dont il s'agit. Les Bactéries sont réunies par

groupes et ainsi nous sommes conduits à admettre la solution suivante. Le contenu, presque incolore de certaines cellules spéciales qui prend des formes très variées, représente tout simplement de petits groupes de Bactéries en voie de digestion. Nous supposons que les Bactéries ont produit une sorte de sécrétion gélatineuse les réunissant par petits groupes et que la cellule hospitalière n'arrive



Fig. 19. — *Dorycnium hirsutum* DC. A. - Cellules spéciales ; dans certaines, les Bactéries sont réunies par petits groupes et se trouvent en grande partie digérées ; B. - Cellule spéciale très hypertrophiée, pleine de Bactéries en forme de courts bâtonnets.

pas à dissoudre toute cette sécrétion (Fig. 19, A). M. DANGEARD parle du même phénomène pour les tubercules du *Pisum sativum* : ...« enfin, il arrive que même sur des tubercules âgés, les bâtonnets conservent leur forme initiale dans toutes les cellules, dans ces conditions, toute la cellule parasitée est remplie d'une sorte de zoogléa compacte ou bien encore, la cellule renferme un certain nombre des colonies plus ou moins indépendantes et arrondies, dans chacune des-

quelles on arrive à distinguer les éléments bactériens constituants » (63 p. 48, Pl. XXIV).

Initialement la Bactérie est un court bâtonnet ne dépassant guère $1\ \mu$ de longueur, puis elle s'allonge et mesure déjà 1,5 à 2,5 μ . Plus tard le microorganisme peut devenir piriforme. Il nous semble que la digestion est plus précoce pour les Bactéries qui sont disposées en petits groupes et qu'elle commence dans la zone moyenne plus tôt que dans la zone basilaire où nous trouvons des cellules spéciales pleines de Bactéries très chromophiles. Les Bactéries réunies par petits amas se déforment beaucoup au moment de la digestion, se vacuolisent surtout et ressemblent même à des Bactéroïdes. Le noyau se désorganise aussi pendant la digestion du microorganisme, après avoir subi une hypertrophie et une déformation considérables.

Deuxième groupe de tubercules. On trouve dans la médulle : 1° des cellules spéciales très peu hypertrophiées, sans vacuole, à noyaux très déformés ou détruits et pleines de petites Bactéries chromatiques ; 2° des cellules intermédiaires nombreuses, mais petites, remplies de grains d'amidon simples ou composés, arrondis ou irréguliers (Fig. 20, B). Par la triple coloration de Flemming, précédée d'une fixation au Flemming, les grains d'amidon se colorent en violet intense. Les cellules de l'écorce sont aussi très riches en amidon.

Troisième groupe de tubercules. Les cellules spéciales sont irrégulières de forme et pleines de petits bâtonnets chromatiques ; les cellules intermédiaires sont vides (Fig. 20, A).

Quatrième groupe de tubercules. Leur médulle est constituée par de grandes cellules spéciales, remplies de Bactéries chromatiques en courts bâtonnets (Fig. 19, B). Les cellules intermédiaires, moins nombreuses, renferment quelques petits grains d'amidon. Nous ne voulons pas insister davantage sur l'aspect variable que présentent ces tuber-

cules appartenant à une même espèce, mais provenant de prélèvements et de pieds différents.

Les cytosomes sont assez abondants dans presque toutes les cellules du tubercule.

Les cordons libéro-ligneux sont des faisceaux collaté-



Fig. 20. — *Dorycnium hirsutum* D. C. A. - Cellules spéciales de forme bizarre et des cellules intermédiaires vides ; B. Cellules spéciales, entourée des petites cellules intermédiaires pleines de grains d'amidon.

raux à bois interne et liber externe, et présentent donc une exception à la règle générale qui veut que le bois soit toujours externe dans les faisceaux des tubercules et le liber interne. Nous avons aussi remarqué des faisceaux qui faisaient passage vers une stèle binaire.

Le filament muqueux, porteur de Bactéries, qui persiste longtemps dans beaucoup de cellules spéciales, est très fin ou renflé par place ou encore très ramifié ; il renferme des Bactéries bien visibles. Ajoutons pour finir que dans le manteau d'un tubercule nous avons observé la présence d'un nématode. Nous avons rencontré assez souvent ce parasite dans les tubercules de diverses légumineuses. Enfin quelques cellules du manteau sont pleines de Bactéries en courts bâtonnets.

GALEGEAE

INDIGOFERINAE

Indigofera artropurpurea Horn. (1).

Les radicules de ce bel arbuste portaient à une faible profondeur quelques nodosités ovales et blanchâtres. Fixation au BOUIN. Presque chaque tubercule contient plusieurs médulles secondaires. L'hypertrophie des cellules spéciales est très prononcée. Nos dessins représentent quelques-unes des moins hypertrophiées (Pl. XXX, Fig. 20). L'aspect des cellules envahies est assez particulier : elles possèdent souvent une grande vacuole centrale, ou quelque petites (Pl. XXX, Fig. 17) ou pas du tout. Dans le dernier cas, la masse bactérienne occupe toute la cellule, ou est fragmentée en lambeaux plus ou moins grands (Pl. XXX, Fig. 20).

La Bactérie est un bâtonnet qui s'allonge un peu et se gonfle légèrement à l'une de ses extrémités. Cependant dans certaines cellules nous avons observé des Bactéries beaucoup plus allongées et moins chromatiques à côté des éléments en courts bâtonnets, fortement colorés (Pl. XXX, Fig. 16). Il y a une telle différence dans ces deux Bacté-

1. Villa Thuret, Antibes (A.-M.); octobre 1930.

ries qu'il est difficile de dire si la forme allongée provient du court bâtonnet. La différence entre ces deux formes ne réside pas tant dans leur longueur que dans leur disposition et leur aspect général. Dans la zone basilaire du tubercule nous trouvons quelques cellules hospitalières qui ont fini par digérer la masse bactérienne et il persiste de cette dernière quelques bâtonnets (Pl. XXX, Fig. 19), parmi les résidus albuminoïdes. A partir de la zone moyenne, nous trouvons çà et là des cellules spéciales à membranes déchirées. Le noyau s'hypertrophie, se déforme et dégénère petit à petit. Nous ne le trouvons pas dans la plupart des cellules spéciales de la zone moyenne, et surtout de la zone basilaire.

Les tubercules d'*Indigofera artropurpurea* sont très riches en amidon. Les cellules du méristème sont remplies de petits plastes qui se transforment en amyloplastes. Les cellules intermédiaires et les cellules de l'écorce en sont bourrées dans toutes les zones, mais dans la zone antérieure, l'amidon est en formation, tandis qu'il commence à être digéré dans les deux autres zones. Nous avons remarqué que sa digestion précède celle des Bactéries (Pl. XXX, Fig. 18 et 22). Les grains d'amidon sont simples ou composés avec hile central.

Le filament muqueux est très fin. Les faisceaux libéro-ligneux sont des stèles binaires plus ou moins parfaites.

Nous trouvons une masse bactérienne de courts bâtonnets très chromatiques dans quelques cellules du manteau. Il semble que dans ces cellules le microorganisme pénètre directement et isolément et n'est pas apporté du dehors par les ramifications du filament muqueux (Pl. XXX, Fig. 21).

Indigofera macrostachya Willd (1).

Tubercules de forme allongée. Fixation au REGAUD. Leur médulle est divisée en plusieurs médulles secondaires. Les cellules spéciales, fortement hypertrophiées, sont parmi les plus grandes que nous ayons observées. Elles sont parsemées de petites vacuoles ou n'en possèdent qu'une grande au centre (Pl. XXX, Fig. 3). Cependant quand les cellules sont complètement remplies de Bactéries la vacuole peut faire défaut. Dans la zone de la base ces cellules deviennent très déformées et leurs membranes sont en partie déchirées. Le noyau de chaque cellule envahie s'hypertrophie et se déforme parfois de la façon la plus extraordinaire (Pl. XXX, Fig. 5, 7, 11.) Le nucléole augmente aussi de taille. Il bourgeonne d'abord et se fragmente en plusieurs petits amas chromatiques. Lorsque la fine membrane nucléaire est détruite malgré sa grande résistance, le nucléole sort dans le protoplasme. Si parfois ce fait est purement mécanique, dans d'autres cas il y a un déchirement du noyau et le nucléole est poussé au dehors (Pl. XXX, Fig. 5). Nous avons aussi observé des noyaux où le nucléole est remplacé par une masse chromatique qui s'étale sur une grande partie du noyau (Pl. XXX, Fig. 10). A la place du nucléole expulsé par un effet mécanique ou simplement détruit demeurent des taches claires donnant l'impression de lacunes. La Bactérie assiégeant le noyau tend d'y pénétrer. Ce dernier réagit énergiquement, mais cède et commence à se désorganiser lorsque la virulence du microorganisme est trop grande. La triple coloration de Flemming par exemple, qui colore le noyau en jaune, et les Bactéries en violet très foncé, permet d'observer ces phénomènes, et de

1. Pépinière Vilmorin, Verrières, juin 1926.

voir les Bactéries s'amasser autour du noyau, y pénétrer quelquefois, surtout après la disparition du nucléole (Pl. XXX, Fig. 2, 3, 6, 7, 9, 12, 13). La résistance du nucléole est individuelle et à côté des noyaux qui se défendent bien, il y en a d'autres qui s'altèrent et se désorganisent rapidement. On peut objecter que la Bactérie ne se trouve peut-être seulement qu'à la surface de la membrane nucléaire et qu'elle ne pénètre pas dans le noyau. Mais d'après nos observations il semble que la Bactérie passe souvent à travers la membrane du noyau surtout lorsque celle-ci est très amincie par l'hypertrophie. Dans la zone basilaire il y a peu de cellules spéciales dont les noyaux aient échappé à une destruction complète et tout au plus en trouve-t-on contenant seulement des vestiges de noyau, ou un noyau dont la vitalité paraît très restreinte. La Bactérie mesure initialement à peine $0,7\ \mu$, mais elle s'allonge ensuite un peu et atteint $1,5\ \mu$. Cependant dans un tubercule de la même plante et de la même récolte, nous trouvons un allongement plus important ($3,5\ \mu$). Cette Bactérie montre une virulence encore plus grande que la petite forme, et nous n'avons pas observé de diminution de sa chromophilie même dans les cellules basilaires. Nous croyons que la Bactérie est la même dans les deux cas, mais que dans le tubercule où la Bactérie était beaucoup plus allongée, les conditions ont été plus favorables à son développement (Pl. XXX, Fig. 2). Cette Bactérie très virulente remplit les cellules, et conserve sa chromophilie tandis que le noyau périt après une forte résistance et que les membranes cellulaires s'amincissent et se déchirent. Nous avons vu cependant dans la zone basilaire quelques cellules hospitalières dont le microorganisme avait subi une digestion plus ou moins marquée. C'est-à-dire que la Bactérie était moins chromatique et mélangée à des corpuscules incolores (Pl. XXX, Fig. 4). Ces petits corpuscules sphériques ou ovoïdes représentent un stade très avancé dans l'évolution de la Bactérie.

Les fins filaments d'infection n'ont qu'une seule file de Bactéries, rarement deux (Pl. XXX, Fig. 1). Les cellules de l'écorce et les cellules intermédiaires sont pleines de gros grains d'amidon, souvent composés, et complètement digérés dans la zone basilaire. Les cordons libéro-ligneux sont des stèles binaires. Nous avons observé une de ces stèles envahie par la Bactérie qui formait de petits amas dans toutes les cellules libériennes et même dans les cellules du bois.

PRORALIINAE

Amorpha fragrans Hort. (1)

Les fines radicules portaient d'assez nombreux tubercules de 1 à 3-4 mm. de longueur. Fixation au BOUIN. Dans ces tubercules les zones sont difficiles à délimiter, car la Bactérie ne change presque pas de taille, et ne se laisse pas détruire par les cellules hospitalières. La médulle forme souvent des médulles secondaires. Les cellules spéciales sont énormes à côté des cellules intermédiaires et la Bactérie les remplit entièrement en laissant émerger le noyau et quelquefois une vacuole centrale (Fig. 21). Dans les cellules envahies le volume du noyau est 3 à 4 fois plus grand que dans une cellule intacte. Malgré ces proportions il peut être arrondi, mais il est le plus souvent très déformé et ressemble à un croissant ou à une bande irrégulièrement boursouflée. Ce noyau hypertrophié a une structure réticulée au milieu de laquelle apparaît un nucléole très saillant. Ce dernier bourgeonne toujours plus ou moins ce qui fait que le noyau contient souvent plusieurs corpuscules noirs.

La Bactérie conserve sa forme initiale de court bâtonnet

et s'allonge à peine un peu jusqu'à $1,5\ \mu$. Nous n'avons observé aucune digestion du parasite par les cellules hospitalières, par contre ces dernières sont un peu déchirées dans la zone basilaire et dans la plupart d'entre elles le noyau est détruit. Donc la Bactérie des nodosités d'*Amor-*

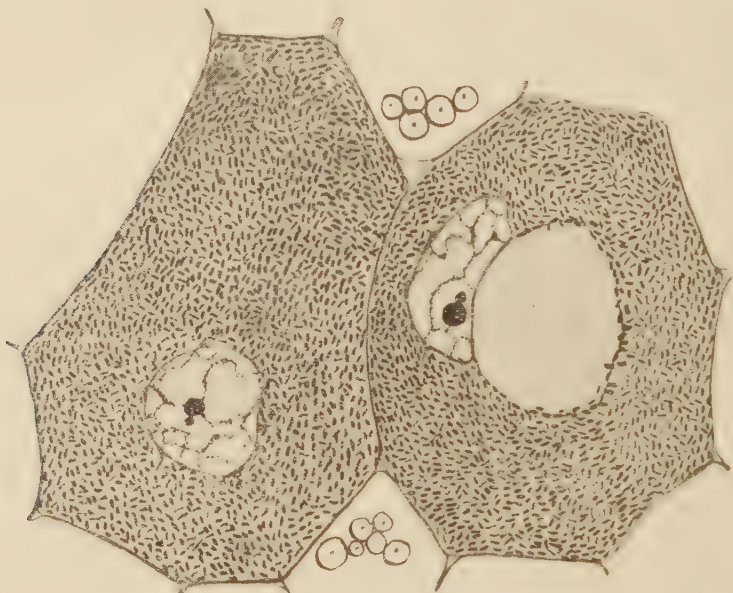


fig. 21. — *Amorphia fragrans* Hort. Cellules spéciales très hypertrophiées, leurs noyaux ont une structure réticulée. Le nucléole montre des bourgeonnements. La Bactérie est un court bâtonnet.

pha fragrans montre une grande virulence et les cellules se défendent bien pendant un certain temps.

Les cellules intermédiaires sont beaucoup plus petites que les cellules spéciales. Elles possèdent quelques petits grains d'amidon. Les cellules de l'écorce sont plus riches en amidon que les cellules intermédiaires. Celles de l'endoderme sont remplies par des endochromidies du vacuome. Le système conducteur est représenté par des stèles binaires. Le filament muqueux est fin et noduleux.

TEPHROSILINAE

Wistaria chinensis D. C. var. *Grandiflora*
(*W. Multijuga* Hort.) Sieb.

Les nodosités de cette glycine ont été récoltées au mois de juin 1926, après sa floraison ; elles étaient de différentes tailles et souvent groupées à plusieurs. Fixation au REGAUD. Une première impression qui ressort de l'examen des coupes de ces tubercules, c'est que les membranes cellulaires ne résistent pas longtemps à l'action de la Bactérie. Même dans des tubercules relativement jeunes (car de petite taille), nous trouvons, à partir de la zone moyenne, des cellules spéciales à membranes déchirées. L'hypertrophie des cellules hospitalières n'est pas grande et elles sont mélangées à de nombreuses petites cellules intermédiaires.

La Bactérie conserve sa forme de court bâtonnet pendant toute son existence dans les tissus de la plante et mesure à peine un peu plus d' $1\ \mu$. Nous avons examiné cependant un tubercule où la Bactérie est un peu plus longue et mesure jusqu'à $2,5\ \mu$. Ce même tubercule a des cellules spéciales plus hypertrophiées renfermant une à trois grandes vacuoles centrales. En observant une coupe longitudinale d'une de ces nodosités voilà l'aspect que présente la médulle : les cellules infestées de la zone antérieure sont pleines de Bactéries et presque sans vacuoles. On trouve surtout les vacuoles plus bas en descendant vers la zone basilaire où la vacuolisation est très marquée. Enfin à la base du tubercule, les membranes cellulaires sont complètement détruites et les Bactéries sont dispersées dans le protoplasme d'aspect nuageux et parsemé d'une fine poussière noire. La Bactérie n'est pas digérée, mais sa chromaticité diminue dans la zone basilaire malgré sa grande virulence (Pl. XXXI, Fig. 1).

Le noyau est à peine hypertrophié et son nucléole se

colore fortement en noir par l'hématoxyline. La place du noyau dans la cellule hospitalière n'est pas toujours la même et nous le trouvons tantôt au centre de celle-ci entouré de Bactéries, tantôt vers la périphérie où il est repoussé par ces microorganismes.

Dans un troisième tubercule nous avons trouvé des groupes de Bactéries filamenteuses. Nous ne pouvons pas assimiler ces Bactéries à un stade du développement du microorganisme symbiotique qui a provoqué la formation du tubercule et elles appartiennent certainement à une autre espèce qui a réussi à y pénétrer. Cette pénétration a été facilitée par la résorption des membranes cellulaires de la zone basilaire du tubercule (Pl. XXXI, Fig. 2).

Le filament muqueux doit être résorbé dès sa pénétration dans les tissus de l'hôte, car nous n'en retrouvons que quelques petits fragments. Dans presque toutes les cellules de la nodosité nous constatons la présence de minuscules cytosomes.

Dans les cellules intermédiaires et dans celles de l'écorce il y a des petits grains d'amidon digérés dans la zone basilaire. L'écorce renferme des cordons libéro-ligneux qui sont le siège d'une curieuse anomalie. Dans un même tubercule, nous trouvons en effet d'une part, de véritables stèles binaires, d'autre part des faisceaux collatéraux à bois interne et liber externe, c'est-à-dire le contraire de ce que nous rencontrons d'habitude. Nous avons déjà observé le même phénomène ainsi que M. P. A. DANGEARD dans les tubercules de *Sarothamnus scoparius*. Mais les faisceaux collatéraux avaient une structure normale à bois externe et à liber interne.

Mentionnons l'existence de filaments mycéliens dans les cellules du manteau. Nous sommes ainsi encore en présence d'une espèce de Légumineuse dont les Bactéries ne subissent presque aucune modification, aussi après la prompte désorganisation des tissus tous ces microorganismes virulents retourneront à la terre en grande quantité.

ROBINIINAE

Robinia pseudoacacia L.

Le matériel provenant d'un jeune arbre a été fixé au REGAUD, Les nodosités de *Robinia* ont souvent une forme très caractéristique. Elles se trouvent sur les radicelles très près du tronc de l'arbre, à une profondeur de quelques centimètres. Chaque tubercule a une sorte de pédicelle, qui le relie avec la racine ou la radicelle. Un premier renflement puis un deuxième, plus volumineux, suit le court pédicelle. C'est une minuscule coloquinte, dont les parties renflées sont rayées de stries très fines. Ces nodosités sont tantôt séparées, tantôt réunies en groupes mais elles conservent bien leur forme. Le diamètre de la partie la plus renflée d'un gros tubercule mesure quelques millimètres (Pl. XXXI, Fig. 13) et (Fig. 22 A du texte).

Certains tubercules ont des médulles secondaires. Les cellules spéciales sont très hypertrophiées et déformées ; elles atteignent $160\ \mu$ (Pl. XXXI, Fig. 5). Les jeunes cellules du sommet du tubercule qui se trouvent immédiatement après les cellules du méristème sont envahies par les branches du filament muqueux. Ces dernières sont faiblement colorées par l'hématoxyline ou par le violet de Gentiane, et on voit à l'intérieur les courts bâtonnets qui les remplissent et qui sont très chromatiques (Pl. XXXI, fig. 3). Plus bas les Bactéries quittent l'enveloppe muqueuse et s'installent à la périphérie de la cellule et dans les trabécules protoplasmiques autour du noyau. Dès la pénétration des microorganismes dans les jeunes cellules, celles-ci commencent à s'hypertrophier, ainsi dans la zone moyenne nous avons des cellules spéciales 3 à 4 fois plus volumineuses que les cellules intermédiaires. Dans la zone de la base, les cellules spéciales ont perdu presque entiè-

rement leurs membranes. Dans cette région les îlots bactériens parsemés de petites et de grandes cavités, ont un aspect nuageux. Les jeunes cellules infestées possèdent une vacuole centrale qui peut être encerclée ou refoulée vers la périphérie par suite du développement du microorganisme. Quelquefois la Bactérie remplit toute la cellule jusqu'au moment où l'hypertrophie de la cellule spéciale devient très grande et de nouveau plusieurs petites taches claires apparaissent, qui représentent peut-être de petites vacuoles masquées jusqu'alors par le microorganisme, à moins qu'il ne s'agisse simplement que de lacunes banales.

Les noyaux des cellules hospitalières des tubercules de *Robinia pseudoacacia* paraissent d'abord se défendre énergiquement, ils se déforment et leur nucléole qui grossit, bourgeonne et donne des granulations chromatiques. Petit à petit le noyau se désorganise et dans les cellules basilaires, dont les membranes sont déchirées nous n'en trouvons plus trace (Pl. XXXI, Fig. 4, 5, 7, 8, 9 et 10).

Les cellules intermédiaires, surtout dans la zone moyenne contiennent quelques grains d'amidon. On en trouve aussi dans les cellules de l'écorce, mais ici ce sont plutôt des grains composés. Nous avons très bien observé la transformation des plastes en amyloplastes grâce à une coloration au violet de gentiane. Dans les cellules du méristème les plastes sont petits, incolores et disposés autour du noyau. Un peu plus bas, ces plastes incolores prennent légèrement le violet, puis deviennent complètement violets par la présence de l'amidon déjà formé et enfin dans la base du tubercule se décolorent de nouveau en se réduisant à une plaque mince dont il ne reste qu'une faible partie non encore digéré.

La Bactérie mesure au début $1\ \mu$, puis s'allonge un peu et dans certaines cellules peut atteindre jusqu'à $2,5\ \mu$. Elle ne subit pour ainsi dire aucune déformation et se montre très virulente. Malgré cela vers la zone basilaire nous

remarquons que le microorganisme devient moins chromophile. Il est dispersé un peu partout et c'est ainsi que nous avons trouvé de petits groupes de Bactéries même dans les cellules du manteau.

Il est difficile de classer les faisceaux de ces tubercules

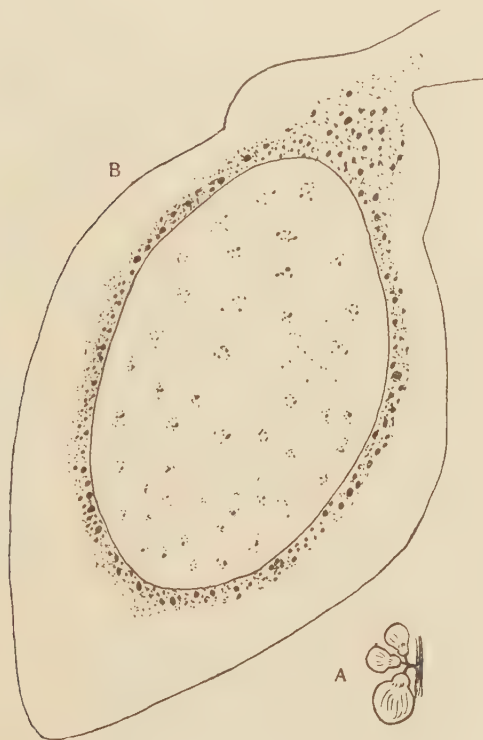


Fig. 22. — *Robinia pseudoacacia* L. A. Tubercules ; B. - Coupe longitudinale d'un tubercule qui montre la répartition de l'amidon dans la médulle et dans les cellules de l'écorce.

qui montrent souvent des passages d'une structure à l'autre. Lorsque les cellules du bois vont d'une extrémité à l'autre du faisceau en le traversant au milieu et en touchant au péricycle il s'agit bien d'une stèle binaire.

Examinant un petit tubercule de *Robinia pseudoacacia* nous l'avons trouvé à un stade avancé malgré sa petite

taille. Toutes ses cellules en dégénérescence, étaient presque vides. Les membranes des cellules spéciales et des cellules intermédiaires sont complètement détruites, et la médulle contient seulement des masses bactériennes parsemées de petites ou grandes lacunes. Il n'y a plus trace de noyau, mais en revanche des filaments mycéliens plus ou moins gros circulent à travers ces îlots bactériens. Les filaments qui se trouvent dans les cellules du manteau sont cloisonnés, uninucléés, et mesurent jusqu'à $6\ \mu$ de diamètre, tandis que ceux qui pénètrent dans la médulle, également cloisonnée, n'ont qu'un diamètre de $1,3\ \mu$ à $1,8\ \mu$; leurs noyaux ne sont pas très nets (Pl. XXXI, Fig. 6.)

La Bactérie garde sa forme de court bâtonnet et sa chromophilie.

Nous nous demandons si cette destruction du tubercule a été provoquée par le champignon ou si c'est la Bactérie qui en a été la cause facilitant en même temps la pénétration des filaments mycéliens ?

Ajoutons qu'on remarque à l'intérieur de ces masses bactériennes deux sortes de Bactéries : une forme prédominante, de petite taille, et une autre plutôt filamenteuse, atteignant 5 à $6\ \mu$. Nous ne supposons pas que la forme filamenteuse provient de celle en courts bâtonnets, mais nous croyons plutôt que dans ce tubercule, en partie détruit, la Bactérie filamenteuse a pu s'introduire et se multiplier, n'ayant pas à traverser les membranes ni aucun obstacle.

Deuxième fixation des tubercules de *Robinia pseudo-acacia*.

Tubercules d'origine différente de ceux de la première fixation. Fixation au Bouin. L'examen de plusieurs tubercules montre une structure identique à celle des premières nodosités. Dans ce cas les cellules sont remplies de Bactéries et ne sont presque pas vacuolisées (Pl. XXXI, Fig. 11).

Une de ces nodosités a un aspect spécial. Ainsi vers la base de sa médulle on remarque une sorte de grande

cavité pleine de Bactéries dispersées avec des amas plus denses du microorganisme.

Troisième fixation (1). Fixation au REGAUD. L'examen de ces nodosités qui sont très âgées, comme l'indique même une observation superficielle, montre une médulle formée par des cellules très déchirées mais en général l'aspect est comparable à celui des deux précédentes fixations. Il n'y a qu'une chose à ajouter, c'est la seconde infestation des cellules spéciales. On remarque en effet dans ces dernières, des îlots de Bactéries un peu plus courtes et fortement chromophiles à côté des Bactéries de la première infestation un peu moins chromophiles et un peu plus allongées (Pl. XXXI, Fig. 12).

La Bactérie de ces tubercules est très virulente et détruit les tissus hospitaliers en s'y multipliant très abondamment.

Robinia viscosa Vent.

Fixation au FLEMMING permettant une bonne étude du noyau.

Au sommet d'un jeune tubercule, c'est-à-dire dans le méristème nous pouvons voir plusieurs cellules dont les noyaux sont en division. Ce qui est surprenant c'est que le filament muqueux ait déjà envoyé des ramifications dans ces cellules de la base du méristème, il y a même des Bactéries libres dans le protoplasme de ces jeunes cellules et cependant les noyaux continuent à se diviser. Mais si les ramifications du filament muqueux, et les Bactéries elles-mêmes n'ont pas pu arrêter la division du noyau, dès leur arrivée dans la jeune cellule, elles ne tardent pas à le faire. On trouve tous les stades de la caryocinèse (prophases, métaphases, anaphases). Les chromosomes sont assez gros, mais difficiles à compter étant nombreux et serrés. Il semble qu'il y en a 16, mais nous n'insisterons

1. Royat (Puy-de-Dôme), août 1930.

pas sur ce chiffre. Ces chromosomes sont très chromatiques et le fuseau est très net. Dans la plupart des divisions au stade de la prophase, le spirème est discontinu (Pl. XXXI, Fig. 14).

Le filament muqueux est très fin et ne contient généralement qu'une seule file de Bactéries à son intérieur bien que parfois il soit plus gros et renflé à l'extrémité de ses ramifications. Les cellules spéciales sont très hypertrophiées. En somme, les caractères que nous avons décrits pour les tubercules de *R. pseudoacacia*, sont valables pour *R. viscosa*, avec quelques différences insignifiantes. Il y a des grains d'amidon même dans l'écorce de la racine porteur de tubercules.

Carmichaelia australis R. Br.

Les premiers tubercules de cette Légumineuse proviennent d'une petite plante cultivée dans les pépinières de Vilmorin. Le matériel a été récolté au mois de juin 1926 et fixé au Regaud. Entre temps MILOVIDOV a publié une étude sur les tubercules de cette même plante en signalant une nouvelle espèce de Bactérie provoquant les nodosités de *Carmichaelia Australis* qu'il nommait : *Bacterium radicicola forma carmichaeliana*.

Pour mieux étudier ces tubercules, qui présentaient un grand intérêt pour nous, nous en avons récolté ultérieurement à deux reprises. La deuxième récolte, fixée au FLEMMING, provenait aussi de Verrières, tandis que les nodosités de la troisième récolte, également fixée au Fleming, provenait d'un jeune pied élevé dans les serres du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris.

Nous avons fixé des tubercules de différentes tailles ; les plus petits avaient à peine 0,5 mm. et la plupart entre 2 à 4 mm. Ces nodosités étaient assez nombreuses et groupées sur les racines et les radicelles.

Coloration par l'hématoxyline, par la triple coloration de Flemming, etc.

Nous ne trouvons rien de spécial dans les cellules du manteau et du voile, c'est-à-dire dans les deux enveloppes de la médulle du tubercule, souvent divisée en médulles secondaires. Les cellules spéciales sont fortement hypertrophiées et d'un aspect identique aux cellules spéciales des nodosités de *Robinia*. Il y a à l'intérieur des cellules hospitalières plusieurs vacuoles, les unes petites, les autres plus volumineuses, dispersées un peu partout dans la masse bactérienne, mais en général presque toujours au contact du noyau (Pl. XXXII, Fig. 2). Dans d'autres cas il y a une seule vacuole centrale et le microorganisme est repoussé vers la périphérie de la cellule.

Les tubercules de *Carmichaelia Australis* sont très riches en amidon. Les cellules intermédiaires sont remplies de gros grains d'amidon, souvent composés. Les cellules de l'écorce en sont également bourrées, tandis que les cellules spéciales n'en possèdent qu'une couronne pariétale (Pl. XXXII, Fig. 4).

Le noyau commence à s'hypertrophier dès la pénétration du filament muqueux. Il augmente beaucoup de volume, ne conserve que peu de temps seulement sa forme arrondie, puis s'allonge ou prend des aspects amoeboïdes (Pl. XXXII, Fig. 2). Dans ces noyaux de forme bizarre, nous trouvons 2 à 3 gros nucléoles, fortement colorés par l'hématoxyline. Mais, ces mêmes noyaux après s'être hypertrophiés résistent non sans dommage aux microorganismes, s'altèrent petit à petit et disparaissent. Ainsi la cellule hospitalière est condamnée à périr car le noyau et le protoplasme ont été détruits pendant la lutte contre l'envahisseur.

Les cellules de l'endoderme, ainsi que certaines cellules de l'écorce, possèdent des vacuoles contenant de nombreuses endochromidies. Ces mêmes cellules contiennent également une grande quantité de sphérosomes et de mitosomes, c'est-à-dire des chondriosomes de forme sphérique ou allongée.

Les cordons libéro-ligneux sont des faisceaux collatéraux avec plusieurs cellules ligneuses du côté externe. Les cellules libériennes sont riches en cytosomes.

Le filament muqueux, porteur de Bactéries, s'est activement ramifié dans les cellules du jeune tubercule. Ces hyphoïdes présents dans la zone antérieure du tubercule se retrouvent même dans les cellules de la deuxième et troisième zone. Ceci s'explique par la grande abondance de ces filaments pénétrant en grande quantité dans les cellules hospitalières qui n'arrivent pas à liquéfier la substance muqueuse englobant la Bactérie. Dans certaines cellules, où cette réaction a été très faible, la plus grande partie du filament muqueux et de ses ramifications sont restés intacts et pleins de Bactéries. Il y a des cas encore plus intéressants : ainsi dans des cellules de la troisième zone, où la Bactérie est presque complètement digérée on voit arriver encore des filaments muqueux envahissant pour une seconde fois les cellules hospitalières qu'ils trouvent en grande partie déjà désorganisées, sans noyau et seulement avec les résidus de la digestion du premier envahisseur. Dans ce cas-là le filament muqueux circule dans les cellules hospitalières avec toutes ses ramifications, dont le contenu se colorent fortement par l'hématoxyline (Pl. XXXIII, Fig. 3). Le filament muqueux prend souvent des formes très bizarres, tantôt boursoufflé en plusieurs endroits, tantôt envoyant des digitations dans toutes les directions. Après l'examen de la forme du filament muqueux examinons maintenant son contenu. Il est rempli de bâtonnets bactériens si courts qu'on peut facilement les confondre avec des microcoques. Une fois sorties du mucus les Bactéries commencent à se multiplier et à augmenter un peu de taille. Ensuite dans certains tubercules, commence la digestion du microorganisme, précédée de sa décoloration. Là comme toujours la digestion est accompagnée non seulement par une diminution de la chromophilie des Bac-

téries, mais aussi par leur déformation. Elles deviennent des bâtonnets irréguliers un peu recourbés et gonflés à une de leurs extrémités. En un mot la Bactérie se montre assez polymorphe (Pl. XXXII, Fig. 2 et 4). A la fin de la digestion, dans la zone basilaire du tubercule nous ne trouvons dans les cellules hospitalières qu'un résidu amorphe avec quelques Bactéries non digérées. Cependant, la digestion du microorganisme ne commence pas toujours par le stade des bâtonnets. Dans certains tubercules de *Carmichaelia Australis* la Bactérie qui occupe les cellules spéciales de la zone moyenne se renfle un peu à l'une de ses extrémités, devient piriforme, puis s'arrondit en sphérule qui prend faiblement l'hématoxyline. Le diamètre de ces sphérules varie entre 1 à 3 μ (Pl. XXXII, Fig. 1 et 5). Après la digestion des formes sphériques il ne reste qu'une masse albuminoïde et amorphe. Dans les cas de digestion de la Bactérie au stade de bâtonnet déformé, nous trouvons un aspect qui ressemble beaucoup au point de vue morphologique au *Rhizobacterium Myricae* (Pl. XXXII, Fig. 4). Dans le deuxième cas où la Bactérie est digérée après son évolution en sphérule, elle se rapproche un peu du parasite qui provoque l'apparition des tubercules d'*Alnus* (Pl. XXXII, Fig. 5). Parmi les cellules spéciales, dont le contenu bactérien est digéré, nous trouvons des espaces intercellulaires où la Bactérie est très chromophile et en bâtonnet.

Dans le dessin (Pl. XXVII, Fig. 5) nous avons représenté une cellule spéciale pleine de petites sphérules et avec une couche pariétale des grains d'amidon simples. Nous voyons que l'amidon n'a pas été utilisé par la plante en même temps que les produits albuminoïdes provenant de la digestion de la masse bactérienne. Mais nous savons comme le dit M. P.-A. DANGEARD, que : « *il pourrait arriver que la quantité d'azote fixée par les Bactéries fût insuffisante pour utiliser tout l'amidon en digestion* ». Dans les tubercules de *Carmichaelia Australis* il reste certainement une

grande quantité d'amidon non utilisé. D'ailleurs les tubercules de cette plante sont très riches en amidon. Ce dernier sera rendu à la terre par la destruction des tubercules avec quelques Bactéries non encore digérées aussi. Dans un second dessin en couleur nous reproduisons quelques cellules de l'écorce pleines de grains d'amidon composés à différents stades de leurs digestion (Pl. XXVII, Fig. 6). Dans les cellules du manteau d'un tubercule nous rencontrons des hyphes mycéliens en mauvais état.

Pour en finir avec les tubercules de *Carmichaelia Australis* nous exposerons rapidement les idées générales de M. Milovidov sur leur envahisseur. Tout d'abord cet auteur nous dit que le microorganisme des tubercules de cette Légumineuse est différent de « *Bacterium radicum* ». La différence réside d'après lui surtout dans la forme de cette Bactérie et dans certains phénomènes remarqués dans des cultures de cette Bactérie. Il dit, à plusieurs reprises, qu'il trouve un grand nombre de formes sphériques dans les filaments d'infestation, et à un autre endroit il complète en citant PRAZMOWSKI, NEMEC, DUESBERG et DAN-GEARD. Ces savants, s'exprime-t-il, ont fait seulement des suppositions qu'il y a des microcoques dans les filaments, tandis que lui a pu les voir très clairement et les photographier même.

In den Infektionsfäden, Infektionsvesikeln, sowie auch in den Zooglöen, die hauptsächlich in dem Meristem vorkommen finden wir fast ausschliesslich Kokken in den übrigen Zellen grössere Kokken sowie auch Diplokokken... (157, p. 58). (« Les Bactéries sont exclusivement de forme ronde dans les filaments, les vésicules et les zooglées, dans les cellules elles sont de gros microcoques qu'on peut prendre pour des diplocoques »)... Plus loin il dit de nouveau à propos des Bactéries : « Dieselben sind gewöhnlich Kokkenartig oder eiförmig, in späteren Stadien aber sind sie stäbchenartig und oft etwas gekrümmt » (157, p. 59). (Les mêmes ressemblent ordinairement à des microcoques ou sont ovoïdes, mais plus

tard deviennent des bâtonnets, souvent un peu recourbés.)

En examinant ses cultures il trouve cependant que la Bactérie est en forme de court bâtonnet : Gram positif. Mais il trouve également des microcoques et des formes ovoïdes, dispersées ou groupées en petites amas. Il hésite cependant à prendre ces formes sphériques pour des vrais microcoques car il fait la réflexion suivante : « *il est possible, que ces corps représentent les zoospores du microbe* », mais il en a trouvé de pareils dans les filaments muqueux et il n'ose pas aller plus loin dans ses conclusions. A une autre page, nous trouvons cette opinion : « *La Bactérie de Carmichaelia Australis, dans son jeune stade, a une forme de microcoque, mais après elle évolue ou conserve sa forme en devenant simplement plus grosse* ». Pour justifier sa nouvelle espèce de Bactérie il se sert du caractère négatif de la réaction de Gram pour les *Bacterium radicicola*. Cependant tous les savants ne sont pas de cet avis et LÖHNIS qu'il cite, trouve que les petites formes des Bactéries ont un Gram négatif, tandis que les grandes formes sont positives.

HARRISON et BARLOW considèrent *B. radicicola* comme une Bactérie positive au Gram d'après la méthode de KISSKALT. MAZÉ trouve que les deux formes proviennent des microcoques et peuvent se colorer l'une bien, l'autre moins bien, etc. Suivant d'autres auteurs comme GONNERMANN qui trouve que le microbe des tubercules de Lupin est un *Micrococcus tuberigenus*, etc. Il cite également M. P.-A. DANGEARD : « *Parfois même ces Bactéries sont presque arrondies, comme s'il s'agissait d'un microcoque* ». Ici nous voulons ajouter que M. P.-A. DANGEARD n'a jamais considéré les Bactéries des *Légumineuses* comme de vrais microcoques et la phrase citée plus haut signifie tout simplement qu'on peut prendre facilement les courts bâtonnets pour des microcoques, et ce n'est que par l'étude de leur évolution que l'on peut se garder des erreurs.

M. MILOVIDOV conclut à la fin que : « *dans les fila-*

ments muqueux et dans les cellules de *Carmichaelia Australis* se trouvent, sans contredit, des microcoques ». Cependant il se demande de nouveau : « est-ce que ces microcoques sont indépendants ou ce sont seulement des stades de développement d'un microbe en bâtonnet, voilà la question ».

On peut très bien créer une espèce nouvelle pour cette Bactérie en la rattachant toujours au genre *Rhizobium* que M. P.-A. Dangeard a adopté car ce savant même a trouvé 9 espèces de Bactéries pour les 20 espèces de Légumineuses appartenant à 6 familles différentes qu'il a étudiées. D'après nous, pour créer cette nouvelle espèce on doit se baser non sur le fait que la Bactérie ressemble à un moment de son évolution à un microcoque, mais sur son caractère très polymorphe et sur le fait que la digestion ne commence pas pour tous les éléments bactériens au même stade de leur évolution. Cette dernière survient quelquefois lorsque la Bactérie se trouve encore en forme de bâtonnet, dans d'autres cas ce qui arrive plus souvent, la digestion commence après l'évolution en sphérules.

Dans les tubercules que nous avons examinés il ne s'agit pas d'un microcoque, mais d'une Bactérie en forme de très courts bâtonnets au moment de la pénétration des filaments muqueux dans les jeunes cellules du tubercule en formation.

COLUTEINAE

Colutea arborescens L. (1)

Nous avons recueilli seulement quelques tubercules de petite taille. Fixation au REGAUD.

Les cellules du manteau allongées et à membranes un peu plissées possèdent quelques petits plastes incolores autour du noyau, ainsi qu'un grand nombre de cytosomes dans la couche cytoplasmique pariétale. Ensuite viennent

1. Jardin des Plantes du Museum d'Hist. nat. Paris, juin 1926.

les cellules du voile, de forme également oblongue, mais à membranes plus épaisses. Ici les cytosomes sont encore plus abondants. L'écorce est formée par 4 à 5 assises de cellules et renferme des stèles binaires qui, souvent, ne sont pas parfaites.

En examinant les tubercules de *Colutea arborescens*, nous avons constaté une fois de plus que la grosseur des

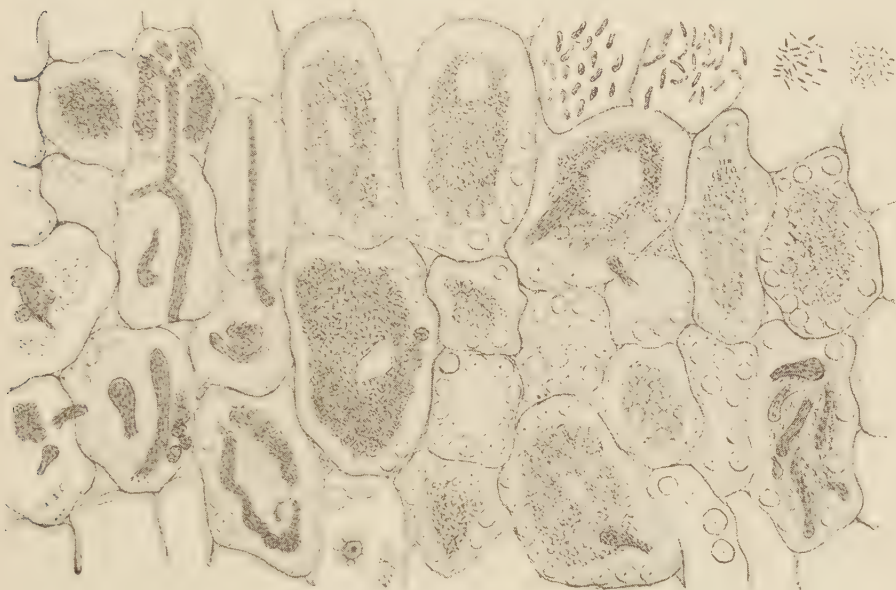


Fig. 23. — *Colutea arborescens* L. Une partie de médulle. Cellules spéciales et intermédiaires. Ramifications du filament muqueux. Différents stades de l'évolution des Bactéries.

tubercules ne permet pas de préjuger de leur état d'évolution. C'est ainsi que ces tubercules d'environ 0,5 mm. de diamètre étaient à des stades très avancés de leur développement. La médulle contient des cellules spéciales hypertrophiées et des cellules intermédiaires. Ces dernières sont gorgées d'amidon, et entre les grains le peu d'espace qui reste est parsemé de cytosomes.

La Bactérie est disposée de plusieurs façons dans les

cellules spéciales. Si nous examinons une cellule envahie de la zone moyenne, nous y trouvons une couche pariétale de gros grains d'amidon rapprochés l'un de l'autre, puis la masse bactérienne plus ou moins divisée par des vacuoles. Dans les cellules de la zone antérieure le microorganisme est disposé en petits amas globuleux. Plus tard ceux-ci laisseront échapper les Bactéries qu'ils contiennent. On a l'impression que la zoogléa du filament muqueux n'est pas liquéfiée, dès son entrée, dans la cellule hospitalière. Ce retard peut s'expliquer en partie par une faible réaction de la part du noyau et du protoplasme. Il se produit tout d'abord une fragmentation du filament muqueux, et chaque partie qui en provient s'arrondit et conserve cet aspect jusqu'à ce que la substance muqueuse soit résorbée. Ces amas globuleux de Bactéries se retrouvent même dans la zone moyenne (Fig. 23 dans le texte). M. P.-A. Dangeard les a décrits dans les tubercules de *Pisum sativum* et de *Medicago sativa*. Les cellules les plus rapprochées du point végétatif sont envahies par d'innombrables ramifications du filament muqueux. Il faut remarquer que les Bactéries sont dispersées dans presque toutes les cellules du tubercule. Naturellement nous ne les rencontrons pas en aussi grande quantité que dans les cellules spéciales de la médulle. Il y a souvent des masses bactériennes dans les espaces intercellulaires. Le microorganisme s'y développe abondamment, ce qui fait que ces méats s'élargissent et peuvent être confondus, au premier abord, avec les cellules proprement dites.

L'amidon est très abondant dans les tubercules de cette Légumineuse. Les cellules intermédiaires en contiennent une grande quantité ainsi que celles de l'écorce. Dans les cellules spéciales les grains d'amidon sont disposés pariétalement en une seule couche. Dans la zone basilaire ces grains sont en digestion.

Le noyau des cellules hospitalières s'hypertrophie d'abord, puis dégénère peu à peu. Celui des cellules intermé-

diaires n'augmente pas de volume, mais se trouve déformé étant presque écrasé par les grains d'amidon. Les Bactéries sont initialement de courts bâtonnets, fins et très chromophiles, qui s'allongent et enfin deviennent presque incolores, en conservant toujours un petit corpuscule chromatique à l'une de leurs extrémités. Les formes allongées peuvent atteindre 3 μ . Nous avons observé dans certaines Bactéries un corpuscule réfringent au milieu de leur corps (Fig. 23). La vacuole occupe souvent le centre de la cellule spéciale et est entourée par les Bactéries, mais parfois elle peut affecter la forme d'un fin réseau, qui découpe la masse bactérienne. Nous ne savons au juste si ces lacunes ramifiées correspondent réellement à des stades de l'évolution du vacuome ou si ce n'est qu'une apparence due à ce que les Bactéries peuvent se trouver à la surface de la vacuole et en masquer les vrais contours. Il est possible enfin que ce réseau ne représente que des déchirures produites dans la masse bactérienne. Les vacuoles des cellules endodermiques contiennent des précipitations très chromophiles.

Les trois zones des tubercules de *Colutea arborescens* sont moins bien marquées par l'évolution du microorganisme que par l'état dans lequel se trouvent les grains d'amidon. La zone de la base qui a été la première infestée, montre les caractères suivants : cellules spéciales très grandes, plutôt allongées, grains d'amidon presque entièrement digérés, et Bactéries en bâtonnets allongés et recourbés, peu chromophiles. Le noyau est détruit ou est représenté par un amas chromatique. La zone moyenne est très riche en grains d'amidon et dans cette région le microorganisme est de taille plus petite. Enfin dans la zone antérieure les jeunes cellules envahies sont à peine hypertrophiées et les Bactéries en grande partie restent encore incluses dans les filaments muqueux. Ces derniers cheminent vers le sommet du tubercule pendant que les cellules du méristème continuent à se diviser jusqu'à

l'arrivée de la Bactérie. Les cytosomes sont très abondants. En observant les cellules des tubercules plus âgées, nous avons l'impression qu'elles n'ont pas offert une grande résistance à l'envahisseur comme l'indique la forte proportion des membranes cellulaires déchirées. Cependant la Bactérie ne semble pas très virulente et si elle n'est pas digérée, elle est devenu moins chromophile.

Colutea persica Boiss. (1)

Les radicules portaient quelques rares tubercules de différentes grosseurs. Fixation au REGAUD. Les cellules de la périphérie du tubercule qui constituent le manteau sont allongées, à membranes épaisses, avec une grande vacuole et quelques rares plastes et cytosomes. Les cellules de l'endoderme ont le même aspect, mais leurs membranes sont encore plus épaisses et le nombre des cytosomes plus grand. L'endoderme est suivi par quelques assises de l'écorce du tubercule dont les cellules sont riches en grains d'amidon et cytosomes. Les cordons libéro-ligneux sont des faisceaux collatéraux entourés d'un péricycle et d'un endoderme. Dans les cellules libériennes surtout, nous trouvons beaucoup de petits cytosomes. La médulle est constituée par de nombreuses cellules intermédiaires qui entourent les cellules spéciales très hypertrophiées et dépassant $150\ \mu$ (Fig. 24 et Fig. 25, D). Chacune possède une couche pariétale de grains d'amidon, une vacuole centrale, et une couronne de Bactéries séparant l'amidon et la vacuole. L'amidon est également abondant dans les cellules intermédiaires et dans celles de l'écorce. Les ramifications du filament muqueux ne sont pas seulement nombreuses dans la zone où commence l'infestation, mais dans toutes les cellules spéciales de la médulle. Ceci nous

1. Pépinière Vilmorin, Verrières, juin 1926.

montre que ces filaments sont assez résistants aux réactions de la cellule, ou qu'ils arrivent en si grande quantité que l'hôte ne peut pas les liquéfier. Des colorations au violet de gentiane, nous ont permis de bien voir ces filaments dont les Bactéries se teignent en violet intense. Nous

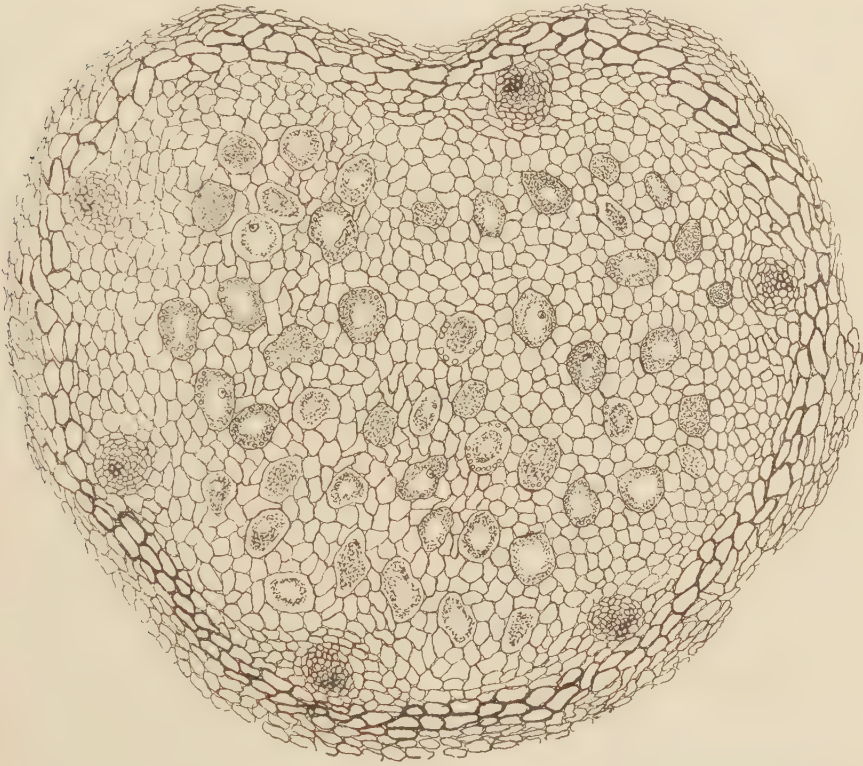


Fig. 24. — *Colutea persica* Boiss. Coupe transversale d'un tubercule. Les cellules spéciales sont peu nombreuses. Dans l'écorce du tubercule se trouvent des faisceaux collatéraux.

avons fait quelques dessins de ces préparations où l'on suit facilement ces hyphes muqueux qui cheminent d'une cellule à l'autre en laissant des renflements au niveau de la cloison mitoyenne de deux cellules (Fig. 25, B et C). Le noyau s'hypertrophie et devient irrégulier, prenant une

forme en croissant ou allongée. Cependant il finit par être complètement détruit dans la plupart des cellules spéciales de la zone basilaire. La forme initiale de la Bactérie

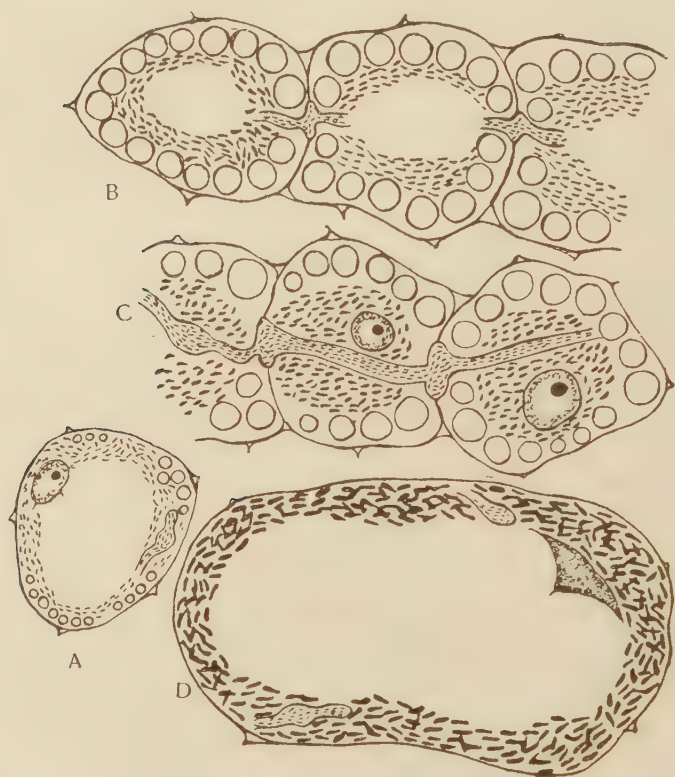


Fig. 25. — *Colutea persica* Boiss. A. - Jeune cellule spéciale ; B. - Cel. sp. avec vacuole centrale et où le filament muqueux persiste encore ; C. - Cel. sp. sans vacuole, un long filament muqueux les traverse, en écartant leurs membranes au passage ; D. - Cel. sp. fortement hypertrophiée.

est un court bâtonnet mesurant à peu près 0,5 à 0,6 μ . Puis ce microorganisme, en s'allongeant un peu et en se renflant devient cylindrique ou claviforme. C'est sous cet aspect qu'il commence à être digéré par la cellule hôte en perdant progressivement sa chromophilie. Dans les nodosités plus âgées la Bactérie est, en grande partie

digérée, et les membranes cellulaires sont également détruites. Donc les cellules hospitalières commencent elles aussi à se désagréger, soit sous l'influence des agents externes (grande humidité ou grande sécheresse), soit par leur propre épuisement après avoir eu à lutter longtemps contre le microorganisme (Pl. XXXIII). Les Bactéries qui n'ont pas été digérées reviennent à la terre où elles pourront de nouveau infester d'autres racines et poursuivre ainsi leur existence et leur évolution.

On trouve des filaments mycéliens dans les tissus du manteau et jusque dans ceux de l'écorce.

Svainsona coronillaefolia R. Br. (1)

Petites nodosités d'à peine 2 mm. de longueur, recueillies sur les racines d'une jeune plantule. Fixation au REGAUD. Les coupes révèlent un aspect très particulier. Le manteau est réduit à deux ou trois couches de cellules et l'endoderme couvre un immense champ de grains d'amidon en grande partie digérés, entre lesquels on aperçoit les Bactéries dispersées. On peut dire que la médulle ne renferme que des cellules intermédiaires avec beaucoup d'amidon et quelques Bactéries, ou que des cellules spéciales avec peu de Bactéries et beaucoup d'amidon (Fig. 26, B). L'hypertrophie de ces cellules de la médulle n'est pas grande, tandis que celle du noyau est assez remarquable, sauf dans le cas où il est complètement écrasé par les grains d'amidon. Il n'y a presque pas de grandes vacuoles dans les cellules hospitalières, et il semble d'ailleurs impossible qu'elles puissent s'y développer faute de place. La médulle est quelquefois divisée en médulles secondaires. Les ramifications du filament muqueux sont assez larges, persistent longtemps comme dans l'espèce précédente (Fig. 26, A et C). Le microorganisme de ces nodosités est une petite

Bactérie cylindrique qu'on pourrait confondre avec un microcoque, si son évolution postérieure ne la transformait en Bactérie claviforme. Nous avons observé une diminution de la chromatocité de ces Bactéries dans la région basilaire, mais sans constater de digestion, ce qui ne veut

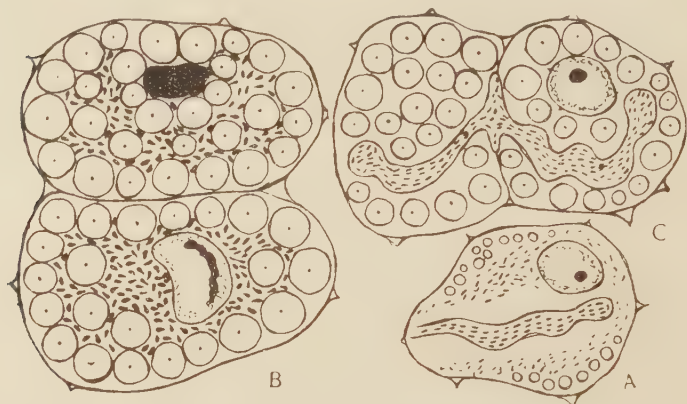


Fig. 26. — *Swainsona coronillaefolia* R. Br. A. - jeune cel. spéciale ; B. - Cel. sp. pleines de gros grains d'amidon et de Bactéries claviformes ; C. - cel. interméd. traversées par un filament muqueux.

pas dire que cette Bactérie ne soit pas digérée dans des tubercules plus âgés. La Bactérie mesure au commencement $0,6 \mu$ à $0,7 \mu$, puis atteint 3μ après son évolution. Les cordons libéro-ligneux sont de petits faisceaux collatéraux.

ASTRAGALINAE

Caragana Tragacanthoides Poir. (1)

Nombreux tubercules assez volumineux et légèrement allongés. Fixation au FLEMMING. Le manteau et le voile sont constitués par quelques assises de cellules n'ayant rien de spécial comparativement aux espèces déjà étudiées si ce n'est qu'elles sont très riches en cytosomes et endo-

1. Pépinière Vilmorin, Verrières, juin 1926.

chromidies. L'écorce renferme des cordons libéro-ligneux qui ressemblent à des stèles binaires, ou parfois à des faisceaux collatéraux.

La médulle est formée par des cellules spéciales très hypertrophiées et par des cellules intermédiaires contenant quelques grains d'amidon simples à hile central. L'amidon est plus abondant dans les cellules de l'écorce. Les

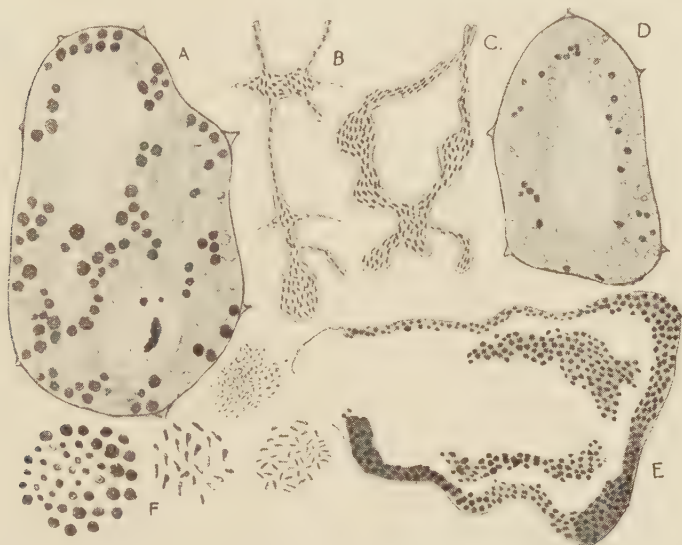


Fig. 27. — *Caragana Tragacanthoides* Poir. A. - Cel. sp. pleine de sphérules chromatiques et des sphérules vacuolisées ; B. et C. - Aspects du filament muqueux ; D. - Cel. sp. contenant de petites sphérules incolores ; E. - Cel. sp. déchirée, les petites sphérules sont très chromatiques ; F. — Différents stades de l'évolution des Bactéries.

ramifications du filament muqueux sont extrêmement fines, mais nous en avons vu parfois d'assez grosses (Fig. 27 B et C). Nous avons observé des filaments muqueux traversant en ligne droite plusieurs cellules et envoyant des ramifications dans tous les sens.

Les noyaux des cellules du méristème sont arrondies et leur nucléole est très chromatique ; mais dès l'arrivée du premier filament muqueux le noyau se contracte, devient

irrégulier, et ensuite commence à s'hypertrophier. Dans notre dessin (Pl. XXVII, Fig. 7) nous avons représenté une partie du tubercule où ce phénomène a lieu. Cette contraction et la déformation immédiatement successives à la pénétration du filament muqueux ne se produisent pas d'une façon aussi marquée dans d'autres tubercules appartenant à différentes espèces de *Légumineuses*. Dans la zone où le parasite et les grains d'amidon sont en état de digestion, l'amidon est solubilisé et imprègne le noyau. Ceci s'observe naturellement dans des préparations colorées au violet de gentiane. Les grains d'amidon transformés en simples plaquettes retiennent encore le violet, tandis que le noyau se teint seulement en violet pâle. M. P. A. DANGEARD indique aussi que les noyaux imprégnés d'amidon solubilisé se colorent faiblement en bleu par la solution iodo-iodurée. Dans les cellules spéciales, où le parasite a pris une extension considérable, le noyau est très hypertrophié et très irrégulier. La chromatine nucléaire est dispersée à l'intérieur du noyau en petites granulations ou condensée en amas.

L'évolution de la Bactérie est très intéressante. Le bâtonnet de $0,5\ \mu$ à peine, s'allonge, se renfle beaucoup, et en dernier lieu devient une petite sphérule d'un diamètre croissant de $1,5\ \mu$ à $3\ \mu$. Nous n'avons pas observé de formes ramifiées (Fig. 27, F).

Les cellules spéciales plus âgées contiennent une grande vacuole centrale, tandis qu'il y en a plusieurs petites dans les jeunes. Dans les cellules du manteau et de l'endoderme il y a beaucoup d'endochromidies sphériques, alors que ces dernières sont en amas irréguliers dans les cellules intermédiaires. Les endochromidies sphériques sont facilement mises en évidence par une simple coloration à l'hématoxyline, et celles des cellules intermédiaires ressortent mieux par une coloration au Magenta.

Les zones sont assez bien marquées (Fig. 28). Dans celle de la base l'amidon et la Bactérie sont digérées et les cel-



Fig. 28. — *Caragana Tragacanthoides* Poir. Coupe longitudinale d'un tubercule. On perçoit bien les 3 zones ainsi que le groupe des cellules un peu déchirées et pleines de petites sphérules très chromatiques.

lules spéciales ne contiennent qu'une substance albuminoïde et incolore dans laquelle on peut encore rencontrer quelques sphérules et même quelques Bactéries clavi-formes et chromatiques (Pl. XXXII, Fig. 6).

Dans un tubercule nous avons trouvé à côté des cellules spéciales à Bactéries digérées, un groupe d'autres cellules à membranes un peu déchirées, mais contenant des Bactéries en forme sphérique très chromatique. Nous avons l'impression qu'il y a eu une deuxième invasion des filaments muqueux dans ces cellules âgées et que les petites sphérules n'ont pas encore terminé complètement leur évolution (Fig. 27, E). Il faut encore remarquer que la digestion des sphérules peut commencer souvent lorsqu'elles sont encore toutes petites (Fig. 27, D). En tous cas l'évolution du court bâtonnet en sphérules se fait rapidement. Chaque sphérule montre avant la digestion complète quelques corpuscules réfringents. S'agit-il de petites vacuoles ou de spores ? Nous sommes persuadée qu'ils'agit de petites vacuoles. Toutefois lorsque la membrane du micro-organisme est détruite par la digestion, ces corpuscules deviennent libres avant de disparaître complètement (Fig. 27, A).

La zone moyenne contient des cellules spéciales remplies de Bactéries piriformes, claviformes, cylindriques ou enfin en forme de petites sphères très chromatiques (Pl. XXXII, Fig. 7). Ces cellules peuvent quelquefois contenir de petits grains d'amidon adossés à la membrane. Enfin la zone antérieure qui reçoit le filament muqueux est constituée par de petites cellules polyédriques où les Bactéries commencent à se multiplier. La transformation des plastes dans les cellules du méristème en amyloplastes commence dès la pénétration de la Bactérie. Ajoutons encore que nous avons observé vers le sommet du tubercule et dans les tissus du manteau la présence de plusieurs espèces de Bactéries, s'i l'on en juge d'après leur forme. Ces microorganismes pénètrent directement du sol dans les cellules périphériques du manteau et pro-

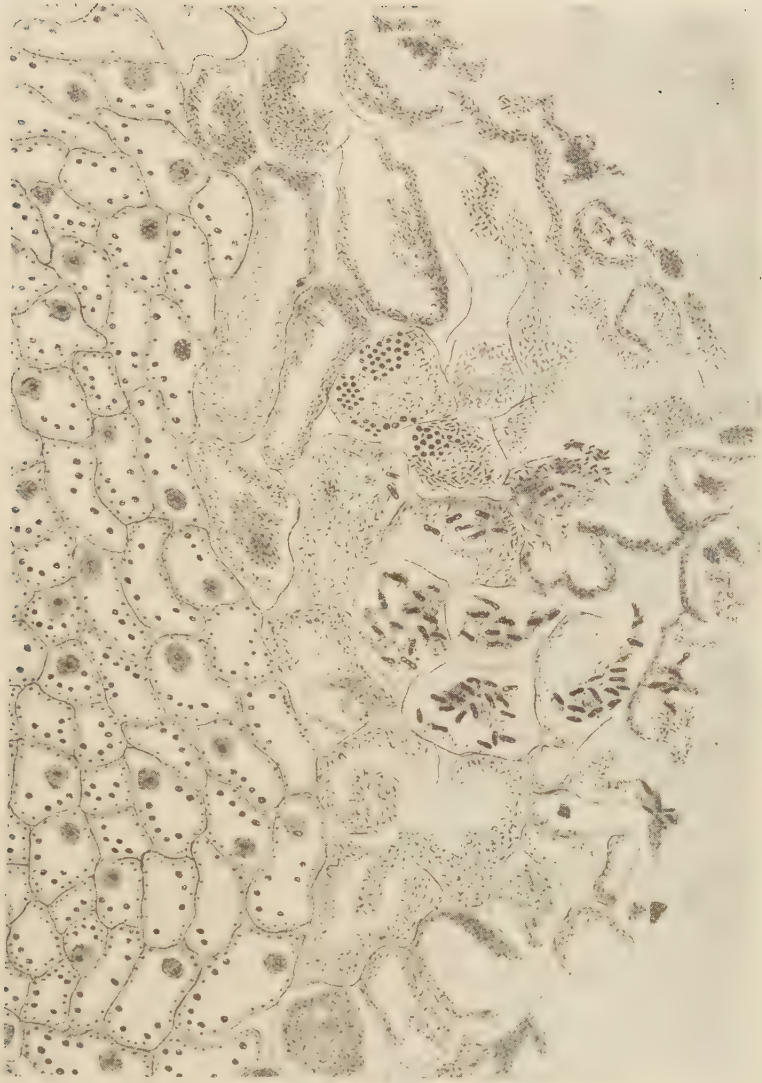


Fig. 29. — *Caragana Tragacanthoides* Poir. Coupe longitudinale du sommet d'un tubercule. Les premières assises du manteau sont envahies par toute une flore de Bactéries.

voquent une certaine déformation des cellules qui les hébergent (Fig. 29).

Astragalus hamosus L. (1)

Les tubercules peu nombreux provenaient de quelques jeunes plantules de 3-4 semaines. Ces nodosités avaient une jolie coloration légèrement rosée et sont souvent réunies de façon à rappeler par leur groupement l'aspect d'une fleur de *Myosotis*. Fixation au REGAUD. Ici non plus la grosseur des tubercules n'est pas toujours en relation avec leur âge. De tous petits, d'à peine 0,5 mm. de diamètre sont déjà en réalité des tubercules âgés si l'on tient compte de l'évolution de leurs Bactéries. Le microorganisme qui envahit les racines d'*Astragalus* et provoque la tubérisation est digéré très rapidement par les cellules hospitalières, en passant par les stades de bâtonnets gonflés ou piriformes et de sphères. Dans une coupe longitudinale d'un tubercule, nous apercevons des zones très nettement délimitées, se caractérisant chacune par la forme des cellules spéciales et par l'état du parasite et de l'amidon. Dans la zone antérieure, à côté des cellules du méristème, nous trouvons de jeunes cellules qui viennent d'être infestées, dont le noyau commence seulement à s'hypertrophier et où la Bactérie a la forme d'un très court bâtonnet (Pl. XXXIV, Fig. 1). Un peu plus loin, toujours dans la même zone, les cellules spéciales sont déjà remarquablement hypertrophiées ainsi que leurs noyaux, tandis que le micro-organisme est devenu un bâtonnet plus long et surtout renflé (Pl. XXXIV, Fig. 2). Les cellules intermédiaires contiennent quelques grains simples d'amidon et un noyau normal.

Vient ensuite la zone moyenne, caractérisée par des

cellules spéciales très hypertrophiées, à grandes vacuoles centrales, à noyaux déformés et où la Bactérie d'abord piriforme cède la place à des microorganismes en sphérules encore plus avancés dans leur évolution (Pl. XXXIV, Fig. 3 et 4). Les sphérules conservent pendant un certain temps leur chromophilie, puis, nous remarquons à côté des éléments bien colorés d'autres plus clairs ne se colorant presque pas. Il est à remarquer que parmi les grandes cellules parasitées, il y en a de toutes petites également parasitées et dont les Bactéries se trouvent au même stade d'évolution. Ce fait s'explique en partie, par la faible quantité de Bactéries qui s'y sont introduites et par leur évolution survenue si vite, que la Bactérie n'a pas pu se multiplier davantage et provoquer l'hypertrophie de la cellule hospitalière. Ces petites cellules spéciales sont remplies de Bactéries et sans vacuoles à moins que ces dernières ne soient très petites. Les cellules intermédiaires renferment quelques grains d'amidon de différentes tailles. A la base du tubercule se trouve la troisième zone formée par des cellules dont le contenu est en grande partie digéré et dont il ne reste qu'une masse albuminoïde, amorphe, constituée par le résidu du microorganisme. Les cellules intermédiaires ne contiennent que des restes d'amidon inutilisé. Pour en finir avec la description de la médulle proprement dite, il nous reste à dire quelques mots de l'écorce. Elle est constituée par un petit nombre d'assises cellulaires, avec plusieurs cordons libéro-ligneux d'une structure rappelant quelquefois des stèles binaires ou encore des faisceaux collatéraux. Les Bactéries ne se rencontrent généralement presque jamais dans les faisceaux, mais à l'aide de colorants électifs le microorganisme prend une teinte très spéciale et caractéristique et on peut ainsi distinguer parfois quelques sphérules du parasite à l'intérieur des faisceaux mêmes. L'hématoxyline combinée à la safranine et au carmin d'indigo colore la Bactérie en acajou et il est très facile

de la reconnaître ; on ne trouve d'ailleurs dans les faisceaux que quelques Bactéries isolées.

L'endoderme et le manteau sont formés de quelques couches cellulaires où circule un champignon siphomycète formant des sporanges. Nous donnerons une description plus complète de ce parasite dans un autre chapitre.

Astragalus Alopecuroïdes L. (1).

Tubercules lobés et réunis en petits groupes. Fixation au REGAUD. La Bactérie a la même évolution que celle des tubercules d'*Astragalus hamosus*. Les cellules spéciales subissent une énorme hypertrophie et atteignent $230\ \mu$; elles réagissent selon le mode général à part quelques petites différences. Les tissus du méristème sont formés par de petites cellules polygonales à noyau central possédant de 1 à 3 nucléoles très chromophiles. Les cellules spéciales sont caractérisées par la présence de petites vacuoles dans la masse bactérienne (Pl. XXXIV, Fig. 5) mais on peut trouver de grandes vacuoles centrales comme chez *Astragalus hamosus*. Les cellules hospitalières contiennent aussi quelques grains d'amidon (Pl. XXXIV, Fig. 5) comme les cellules intermédiaires qui sont très petites et conservent leurs noyaux à l'état normal, même dans les parties de la médulle où le microorganisme est déjà en grande partie digéré. Le noyau des cellules spéciales est très déformé, très hypertrophié, tantôt allongé, tantôt en masse chromatique compacte au milieu des Bactéries (Pl. XXXIV, Fig. 6). Il arrive que le noyau se désagrège en abandonnant sa chromatine autour de la grande vacuole (Pl. XXXIV, Fig. 7).

Les zones sont bien marquées. On peut rencontrer dans certains tubercules des médulles secondaires. Dans l'écorce

1. Pépinière Vilmorin, Verrières, juin 1926.

il y a les cordons libéro-ligneux qui sont de véritables stèles binaires.

La Bactérie en court bâtonnet devient piriforme, puis sphérique et finit par être digérée par l'hôte. Souvent la digestion peut commencer avant le stade des sphérules. Nous avons vu des cellules spéciales pleines de Bactéries piriformes ou cylindriques, ne se colorant plus et en partie digérées. Les membranes des cellules spéciales ne résistent pas longtemps et nous les trouvons pour la plupart déchirées dans la zone basilaire. Les cellules du manteau sont plus ou moins vigoureuses. Elles conservent quelquefois leurs noyaux et possèdent un protoplasme réuni en couche pariétale et une grande vacuole centrale dont le contenu précipite souvent. Ce qui a retenu plus particulièrement notre attention dans ces tubercules c'est la présence d'un Ascomycète dont nous donnerons à part la description complète. L'Ascomycète en question que nous avons nommé *Ascorhiza Leguminosarum* a trouvé dans les nodosités d'*Astragalus alopecuroïdes* un milieu propice où il se développe et se reproduit par périthèces et chlamydospores.

Astragalus glycyphyllos L. (1).

Tubercules allongés et un peu ramifiés. Ces nodosités sont souvent réunies en rosettes irrégulières. Couleur brun foncé, et aspect un peu fané, ceci s'explique, en partie, par les mauvaises conditions de végétation (terrain sec). Fixation au REGAUD.

Les zones sont souvent délimitées très nettement (Pl. XLIV). La zone antérieure a un aspect réticulé, et le parasite en forme de bâtonnet est installé dans les trabécules protoplasmiques. Les vacuoles et le protoplasme non encore envahi se dessinent comme des taches claires. Dans

la zone moyenne, toujours fortement colorée, la Bactérie est chromatique et remplit complètement chaque cellule (Pl. XXXIV, Fig. 10). On trouve seulement 2 à 3 petites vacuoles dans toute cette partie de la médulle. Les cellules spéciales sont petites, polyédriques et forment une sorte de pavage, elles conservent leur noyau, qui n'est presque pas déformé (Pl. XXXIV, Fig. 10). Pas de cellules intermédiaires. La troisième zone, dont les cellules ont été les premières envahies, est très claire. Le micro-organisme est digéré et laisse quelques résidus. Les membranes cellulaires sont également détruites et le noyau persiste encore dans beaucoup de cellules. Il a une structure finement réticulée et sans nucléole (Pl. XXXIV, Fig. 12). A la fin il périt, mais bien après la destruction du microorganisme. Nous avons l'impression que c'est dans les tubercules d'*Astragalus glycyphyllos* que les noyaux des cellules hospitalières résistent le mieux aux réactions de la Bactérie. Dans des tubercules plus âgés la troisième zone s'est beaucoup agrandie. Il faut remarquer que dans la région des cellules spéciales à membranes déchirées et pleines de Bactéries en digestion que nous trouvons un grand nombre de filaments muqueux cheminant entre les espaces intercellulaires, se ramifiant et pénétrant même à l'intérieur de ces cellules. Ces filaments sont pleins de Bactéries très chromatiques formant par places des renflements plus ou moins grands (Pl. XXXIV, Fig. 11). La présence de ces filaments muqueux dans cette région est due, selon nous, à une infestation secondaire du vieux tubercule. Mais on pourrait admettre aussi que la dissolution de ce filament a été lente et difficile, ce qui a permis à un grand nombre de ramifications de rester intactes. Cette deuxième explication nous paraît bien moins admissible. On peut envisager une troisième interprétation. Le filament muqueux se ramifiant d'une manière excessive, les réactions de la cellule sont insuffisantes à le liquéfier. Initialement le microorganisme est un court

bâtonnet qui s'allonge, devient piriforme, puis sphérique (Pl. XXXIV, fig. 9). Dans cette espèce d'*Astragalus glycyphyllos* la digestion de la Bactérie peut survenir même après le stade de bâtonnet cylindrique. Le stade piriforme est généralement très court et les sphérules sont plus petites et moins régulières que celles des tubercules des autres espèces d'*Astragalus*.

L'amidon est abondant dans les cellules de l'écorce, et il est souvent digéré avant même la Bactérie. La médulle est fréquemment divisée en médulles secondaires. Les cordons libéro-ligneux sont des stèles binaires. Les cellules de l'endoderme contiennent des endochromidies volumineuses.

HEDYSAREAE

CORONILLINAE

Coronilla glauca L. (1).

Fixation au REGAUD. Nodosités globuleuses de 2 mm. Les tissus sont en grande partie détruits, tandis que le parasite conserve sa virulence. Les ramifications du filament muqueux sont très abondantes et bien visibles au sommet du tubercule.

Dans presque toutes les cellules il y a beaucoup d'amidon. Quelquefois l'amidon est si abondant que même dans les cellules spéciales la plus grande place est occupée par ses grains et que la Bactérie est dispersée entre ces derniers (Pl. XXXVI, Fig. 1). Lorsque les grains d'amidon sont disposés en couche pariétale dans les cellules spéciales, les Bactéries occupent le centre et il n'y a pas de vacuole visible (Pl. XXXVI, fig. 2). Mais quand ces grains font défaut, le microorganisme s'installe plus près de la mem-

1. Pépinière Vilmorin, Verrières, juin 1926.

brane cellulaire, et le centre de la cellule spéciale est occupé par une grande vacuole. A la périphérie de celle-ci se trouve le noyau qui est relié à la masse bactérienne par de fins trabécules protoplasmiques. A côté des cellules parasitées, les cellules intermédiaires regorgent d'amidon. Ce dernier n'est pas moins abondant dans les cellules de l'écorce.

Dans la zone basilaire la médulle n'est qu'une agglomération de Bactéries, avec quelques restes de membranes cellulaires et sans traces de noyau, à part quelques gros points chromatiques — vestiges de la chromatine nucléaire. La Bactérie est d'abord un court bâtonnet qui devient claviforme. A ce stade le microorganisme mesure 3 à 4 μ de longueur. Cependant, dans un tubercule, nous avons rencontré des Bactéries moins allongées, mais toujours un peu renflées et plutôt piriformes. Parmi ces Bactéries quelques-unes même étaient presque sphériques, mais cette forme d'évolution se rencontre rarement dans les tubercules de *Coronilla glauca*. S'il n'y a pas de digestion du microorganisme par la plante hospitalière, il y a du moins des formes arrondies où l'on trouve un commencement de vacuolisation. Les Bactéries sont dispersées et on en trouve même dans les cellules du manteau ; il est probable que c'est la prompte destruction des membranes cellulaires qui a facilité ce phénomène.

Le noyau des cellules spéciales est très hypertrophié. Nous avons observé souvent des prolongements amiboïdes, pleins de Bactéries, entourant comme des tentacules le noyau, mais restant à sa surface (Pl. XXXVI, Fig. 3). Une triple coloration à la safranine, violet gentiane et orange G., qui colore les Bactéries en violet rougeâtre et le noyau en jaune, nous a permis de voir que les Bactéries pénétraient quelquefois même à l'intérieur de celui-ci, et réussissent ainsi à vaincre la grande résistance du noyau. En effet nous avons remarqué dans un noyau la présence d'un filament renflé à une de ses extrémités

(Pl. XXXVI, Fig. 4). Donc, dans les tubercules de *Coronilla glauca*, la Bactérie peut pénétrer dans les noyaux des cellules parasitées, et franchir la membrane nucléaire par l'intermédiaire du filament muqueux. M. Milovidov parle de ce phénomène dans ses recherches sur les tubercules de *Carmichaelia Autraslis*.

Les nodosités que nous venons d'étudier sont peu résistantes. La Bactérie prend vite le dessus et les membranes des cellules hospitalières sont rapidement détruites. Nous relevons dans ces tubercules âgés la présence des filaments mycéliens et de quelques groupes de Bactéries filamenteuses.

Deuxième fixation au FLEMMING. Le matériel a été récolté à une époque différente de celle de la première fixation, c'est-à-dire au printemps, mais la provenance de la plante était la même. La Bactérie est quelquefois disposée par petits groupes. Ces nodosités, quoique de petite taille sont presque détruites intérieurement, tandis que la Bactérie conserve sa chromophilie et sa virulence. Le filament muqueux apparaît avec de gros renflements de place en place et de fines ramifications ; ces dernières ne contiennent qu'une file de Bactéries (Fig. 30, D et E).

Troisième fixation au liquide de NAWASCHIN. Elle nous a permis de remarquer un phénomène très intéressant, que nous avons rencontré dans beaucoup d'autres tubercules, c'est le bourgeonnement du nucléole. Plusieurs auteurs se sont déjà occupés de cette question : DIGBY en 1912, SAKAMURA en 1914, TISCHLER en 1921, SUGIURA en 1925 et 1927 et TADAO JIMBO en 1927. Les recherches de ce dernier nous intéressent plus particulièrement car il a observé ce bourgeonnement du nucléole dans les tissus des tubercules de *Wistaria floribunda* D.C. D'après cet auteur, ce phénomène est identique au bourgeonnement des nucléoles qui se produit dans la plupart des divisions hétérotypiques des autres plantes. Il a trouvé que le nu-

cléole de presque toutes les cellules d'un tubercule, qu'elles soient parasitées ou non, y compris celles du méristème, avaient de 1 à 3 petits bourgeons à la périphérie. Il considère que lorsqu'il y a dans un noyau 2 à 3 nucléoles, l'un étant plus petit que l'autre, ils proviennent du bourgeonnement d'un seul ; il en conclut : que le bourgeonnement nucléolaire dans les cellules des tubercules indique ainsi que la division hétérotypique certaines conditions particulières des cellules. D'autre part ajoute-t-il, le bourgeonnement n'est pas actif bien qu'on le trouve fréquemment, car en général, le bourgeon formé reste attaché au nucléole même, sans s'accroître beaucoup. L'observation de ce phénomène nécessite de bonnes préparations. Le fixateur de NAWASCHIN et la coloration à l'Hématoxyline nous ont donné les meilleurs résultats. Dans les tubercules de *Coronilla glauca* le bourgeonnement du nucléole se fait surtout dans les cellules envahies, cependant, nous l'avons trouvé dans quelques cellules intermédiaires et même dans des cellules du méristème et de l'endoderme. Nous avons vu jusqu'à 4 petits bourgeons à la périphérie d'un nucléole (Pl. XXXVI, fig. 5 et 6). Nous sommes persuadés que le bourgeonnement du nucléole est un phénomène de dégénérescence nucléaire. En effet il se produit en général, d'après nos observations, dans les cellules des tubercules où le parasite prend le dessus, comme c'est le cas des tubercules de *Coronilla glauca*. Si nous n'avons pas décrit de pareils bourgeois dans les tubercules de *Wistaria*, où les tissus se trouvent également altérés par l'action du microorganisme et où TADAO JIMBO les indique, nous supposons qu'ils n'y font pas défaut, mais le fixateur de REGAUD, n'étant pas un fixateur nucléaire, ne nous a pas permis de les observer. Comme nous l'avons dit déjà, la Bactérie n'est pas digérée dans ces tubercules, mais par contre l'amidon a été complètement utilisé par la plante. Au dernier stade de la digestion nous trouvons les restes de l'amidon sous forme de rubans déchirés remplis-

sant toutes les cellules de l'écorce (Pl. XXXVI, Fig. 7). Le filament muqueux est très ramifié et assure ainsi la contamination des cellules de la médulle (Fig. 30, C).

Coronilla iberica Bieb. (1).

Fixation au REGAUD. Tubercules de formes variables, parfois très ramifiés (Fig. 30, A). D'ailleurs de même que la couleur, la ramification des tubercules dépend beaucoup du terrain où ils poussent. L'humidité favorise un développement exubérant des nodosités et détermine une ramification intense. Ce facteur externe n'est pas le seul qui agit sur le développement d'un tubercule, celui-ci dépendant aussi des tissus qui doivent recevoir la Bactérie et de la Bactérie elle-même. Enfin, la forme des tubercules varie souvent avec leur âge. Lorsqu'ils sont jeunes, leur couleur est claire et leur forme arrondie, tandis que les tubercules plus âgés ont une couleur foncée et des formes ramifiées et irrégulières. Sans nous arrêter aux cellules du manteau et de l'endoderme qui ont presque toujours la même structure dans tous les tubercules des différentes Légumineuses, nous passons à l'écorce où se trouvent les cordons libéro-ligneux d'une structure de stèles binaires. Nous arrivons ainsi à la médulle et pour l'examiner nous commencerons par le sommet du tubercule, là où le filament muqueux a déjà envoyé ses ramifications. Nous trouvons des cellules polyédriques, avec une couche de protoplasme pariétale, dans laquelle on peut remarquer de beaux cytosomes. Les noyaux commencent par s'hypertrophier tout en gardant leur forme sphérique. Donc, ils ne se déforment pas dès la pénétration du filament muqueux comme c'était le cas dans les tubercules de *Caragana tragacanthoides*. Les ramifications sont très fines avec une seule rangée de Bactéries à l'intérieur (Pl. XXXVII;

Fig. 1). Un peu au-dessous de ces cellules, nous en trouvons d'autres, où les Bactéries ont formé déjà une couronne dans la couche pariétale du protoplasme. Les noyaux ont augmenté de volume ainsi que leurs nucléoles. Parmi les cellules déjà envahies il y en a d'autres plus petites restées indemnes d'infestation, ce sont les cellules intermédiaires (Pl. XXXVII, Fig. 2). Plus bas encore viennent des cellules presque entièrement remplies par les Bactéries et contenant quelques grains d'amidon dispersés dans la masse microbienne. Dans cette région les cellules intermédiaires possèdent quelques grains d'amidon et les ramifications du filament muqueux qui n'ont pas été liquéfiées persistent çà et là. Leur diamètre est un peu plus fort que celui des ramifications que nous avons trouvées vers le sommet du tubercule (Pl. XXXVII, Fig. 3). A la base du tubercule les cellules spéciales sont fortement hypertrophiées et la Bactérie a beaucoup évolué. Le noyau persiste, mais avec la digestion du micro-organisme, sa vitalité diminue et il finit par se désorganiser complètement. La Bactérie d'abord simple bâtonnet, s'allonge, se ramifie, c'est le stade bactéroïde des auteurs. Les bactéroïdes ont une forme irrégulière en Y ou en V et sont souvent vacuolisés. Quelquefois la vacuolisation ainsi que la digestion commencent déjà au stade de simple bâtonnet. A la fin la Bactérie devient sphérique. De leur côté les sphérules augmentent de volume, se vacuolisent pour être en dernier lieu digérées par la plante. Leur diamètre varie de $1,5\ \mu$ à $3,5\ \mu$. Nous remarquons que dans une même cellule toutes les Bactéries ne sont pas simultanément au même stade d'évolution. En outre dans certains tubercules, le microorganisme ne passe pas par le stade bactéroïde, le bâtonnet s'arrondit et forme une petite sphérule. Lorsque la Bactérie se vacuolise dès le stade de bâtonnet, les petites vacuoles sont disposées à son intérieur en forme de chaînettes, tandis que dans les petites sphérules, les minuscules vacuoles sont groupées en rosettes. Après la

digestion des sphérules, il ne reste d'elles qu'un simple disque dont on aperçoit à peine les contours. Mais lorsque la digestion est complète, nous ne trouvons plus à l'intérieur des cellules hospitalières que quelques restes d'une substance amorphe et incolore (Pl. XXXVII, Fig. 4, 5, 6, 7 et 8).

Les grains d'amidon qui remplissent les cellules intermédiaires ainsi que les cellules de l'écorce sont aussi digérés, et cette digestion commence par leur partie centrale.

Les cordons libéro-ligneux sont des stèles binaires bien caractéristiques avec plusieurs cellules ligneuses au centre. Cependant leur structure peut être parfois très variable. Parmi les tubercules de *Coronilla iberica* que nous avons examinés il y en avait un, qui présentait un intérêt tout à fait particulier. Le tubercule en question mesurait à peine 1 mm. de diamètre et était envahi à la fois par la Bactérie, par les hyphes d'un champignon et par un nématode. Les coupes transversales faites dans ces tubercules nous montrent une structure et un aspect ne répondant pas à la structure des autres nodosités. Toutes les parties caractéristiques d'un tubercule : manteau, écorce, endoderme, médulle, ne sont pas bien nettes ici (Pl. XXXVIII). La médulle, par exemple est représentée par de petites cellules polyédriques, de taille plus réduite que toutes les autres cellules du tubercule. En outre ces petites cellules hébergent des Bactéries, des hyphes mycéliens d'un champignon et les sporanges de ce dernier. Les Bactéries ne sont pas nombreuses, de telle sorte qu'on peut même les compter dans chaque cellule. Nous ne trouvons pas de cellules intermédiaires proprement dites, car la Bactérie est dispersée partout. L'écorce contient une quantité d'hyphes et lorsque nous arrivons à l'endoderme et au manteau nous remarquons plusieurs îlots de Bactéries remplissant des groupes de cellules et des espaces intercellulaires. Certaines de ces cellules envahies augmentent de volume et ne montrent plus aucune trace de

vacuole. On peut dire que ces îlots de Bactéries se présentent comme de petites médulles secondaires dans le manteau et l'endoderme du tubercule. Enfin, le troisième hôte est un nématode, qui s'est installé au centre du tubercule. Ces nématodes détruisent et disloquent une partie des cellules adjacentes. A la base du tubercule les Bactéries, que nous avons vu plus haut en bâtonnets chromatiques, ont évolué en petites sphérules vacuolisées et incolores (Pl. XXXVII, Fig. 9). Dans cette zone il existe quelques cellules intermédiaires. Les cellules hospitalières sont légèrement plus volumineuses que les cellules non infestées. Dans cette région l'aspect redevient tout à fait normal, et les filaments mycéliens sont beaucoup moins nombreux et ne pénètrent plus aussi profondément dans les tissus du tubercule. Nous avons remarqué, en outre, que le champignon résiste aux réactions de la cellule hospitalière. Quelques espaces intercellulaires sont pleins de Bactéries chromatiques. Dans le manteau et dans l'endoderme nous retrouvons toujours les îlots bactériens apparaissant comme des taches noires (coloration à l'hématoxyline), tandis que les autres cellules non envahies par la Bactérie sont remplies d'hyphes mycéliens.

Nous expliquons la formation et le développement de ce tubercule anormal de la manière suivante: le filament muqueux, porteur de Bactéries, qui a pénétré par un poil absorbant quelconque d'une jeune racine à l'intérieur de celle-ci a provoqué la formation du tubercule qui a commencé son développement normal. Ultérieurement le deuxième hôte, le champignon, fait son apparition dans les tissus du jeune tubercule, et pénètre jusque dans la médulle. Pour cette raison dans la partie antérieure du tubercule la médulle ne se différencie presque pas, le champignon étant déjà partout dans ses cellules où il empêche en quelque sorte le développement de la Bactérie et par conséquent l'hypertrophie des cellules spéciales. Le

nématode a pénétré comme le champignon après la formation du tubercule. Vers la base de ce dernier le champignon est parvenu beaucoup plus tard, aussi la médulle étant déjà constituée, elle n'a presque pas subi de déformation. En tout cas l'aspect anormal que présente la médulle dans la zone moyenne et dans la zone antérieure est évidemment dû au champignon. Dans l'intention de mieux étudier le champignon qui envahit les nodosités de *Coronilla iberica*, nous avons fait une deuxième fixation au FLEMMING. Le matériel provenait d'autres pieds

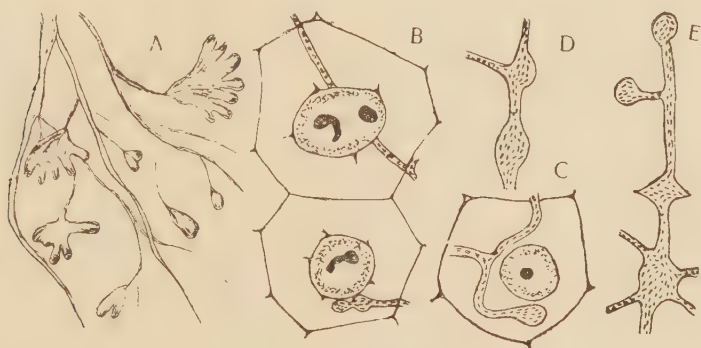


Fig. 30. — *Coronilla iberica*. A. - tubercules ; *C. scorpioides*. B. - Cel. dont le nucléole p. est déformé ; *C. glauca*. C., D. et E. - Aspects du filament muqueux.

cultivés au même endroit, malheureusement nous n'avons pu retrouver le champignon en question.

Il faut souligner le fait que l'amidon d'ordinaire très abondant dans les tubercules de *Coronilla iberica*, manque complètement dans le tubercule où nous avons trouvé les hyphes mycéliens. Il doit donc y avoir une relation entre le défaut d'amidon et la présence du champignon.

Les noyaux sont hypertrophiés dans les cellules spéciales des tubercules normaux et leurs nucléoles montrent souvent des bourgeonnements. Dans le tubercule envahi par le champignon, les cellules conservent rarement leurs

noyaux. L'altération immédiate de ces derniers nous indique que la présence des trois parasites condamne rapidement le tubercule à périr. Dans un chapitre spécial nous donnerons la description du champignon parasite qui est un *Pythium*.

Coronilla scorpioides (L.) Koch. (1).

La plupart des nodosités que nous avons ramassées sur les radicelles étaient de petite taille, mesurant à peu près 1 mm. de diamètre. Fixation au REGAUD.

Dans les coupes nous trouvons le manteau qui constitue la première enveloppe du tubercule, puis vient l'endoderme formée par des cellules à parois épaisses, et l'écorce avec les cordons libéro-ligneux d'une structure binaire. Dans ces derniers la disparition de quelques cellules libériennes d'un côté ou de l'autre du bois, entraîne la transformation de la stèle binaire en faisceau collatéral à liber interne et bois externe ou le contraire liber externe et bois interne ce qui est d'ailleurs plus rare. La médulle contient une quantité de cellules spéciales mélangées à un nombre restreint de cellules intermédiaires. Les premières sont peu hypertrophiées et possèdent une vacuole centrale et une couronne de Bactéries entre la vacuole et la membrane cellulaire (Pl. XXXVI, Fig. 8). Quelquefois le vacuome n'est représenté que par quelques canaux qui sillonnent la masse bactérienne.

Dans ces tubercules nous ne trouvons pas beaucoup d'amidon. Les grains sont simples, arrondis, concentrés principalement dans les cellules de l'écorce et les cellules intermédiaires. Quelquefois il y a de ces grains même dans les cellules spéciales.

Les ramifications du filament muqueux sont extrêmement fines et les Bactéries y sont disposées un peu obli-

1. Jardin des Plantes, Mus. d'Hist. nat., juin 1926.

quement en une seule rangée à leur intérieur. Nous avons très bien pu observer ces filaments après une double coloration à la fuchsine acide et au vert de méthyle. Les filaments et la Bactérie prenaient une teinte bleu-vert, le microorganisme étant plus fortement coloré (Pl. XXXV). L'emploi combiné de ces deux colorants nous marque bien la limite entre la zone moyenne et la zone basilaire. Les Bactéries de cette dernière zone ont une évolution plus avancée et se colorent en rouge violacé, tandis que les Bactéries en courts bâtonnets de la zone antérieure et de la zone moyenne prennent une teinte où la couleur rouge violacée cède graduellement la place au vert de méthyle et tout à fait vers le sommet du tubercule le microorganisme est d'un beau bleu vert. La même coloration nous a permis de faire la constatation suivante : les noyaux dans toutes les zones et dans toutes les autres cellules, soit celles du méristème, des faisceaux, de l'écorce, de l'endoderme ou du manteau, sont teints par ces deux colorants en gris, tandis que la couleur du nucléole changeait suivant les zones. C'est ainsi que dans la partie basilaire de la médulle, où les noyaux sont gros et déformés, nous trouvons un petit nucléole coloré en rouge comme dans les cellules intermédiaires et les cellules du méristème. Alors que dans la partie antérieure de la médulle où le microorganisme vient seulement de pénétrer, le nucléole des noyaux est coloré en bleu vert pâle, mais toujours plus foncé que la masse grise-bleutée du nucléoplasme (Pl. XXXV). Les Bactéries sont-elles pour quelque chose dans cette différence de coloration du nucléole ? Apportent-elles des substances agissant immédiatement sur le nucléole, qui, après, petit à petit, reconstitue les matières altérées ? Il est probable que lors de la pénétration du microorganisme et pendant la résistance que le noyau oppose à ce dernier, le nucléole épuise certains éléments de sa chromatine justement électifs par rapport à la fuchsine acide. Plus tard, avec l'adaptation des cel-

lules hospitalières aux Bactéries, ou tout simplement avec la diminution de leurs réactions réciproques, le nucléole reconstitue cette partie de sa chromatine qu'il avait perdue et reprend la couleur rouge. En général le noyau des cellules des tubercules de *Coronilla scorpioïdes* ne subit pas une très grande hypertrophie ainsi que son nucléole, mais il faut remarquer que les nodosités que nous avons examinées étaient assez jeunes. Dans certains tubercules le noyau des cellules spéciales avait son nucléole très déformé, par le bourgeonnement ou par une sorte de fragmentation (Fig. 30, B).

Le noyau occupe tout d'abord le centre de la cellule spéciale mais dans les cellules à grandes vacuoles il est placé un peu à côté, appuyé à la couronne bactérienne. Enfin il disparaît dans beaucoup de cellules de la zone basilaire.

La fuchsine acide colore les cytosomes et nous voyons dans presque toutes les cellules de nombreux petits points rouges disposés contre la membrane cellulaire ou dispersés dans les trabécules protoplasmiques.

Les Bactéries sont d'abord de courts et fins bâtonnets, qui grossissent et s'allongent jusqu'à 2μ . Elles ne se ramifient pas pour donner des formes bactéroïdes, mais s'arrondissent souvent et deviennent piriformes. Nous avons même observé, quelques rares sphérules. Si nous avons examiné des tubercules plus âgés, nous aurions sûrement trouvé que le microorganisme était finalement digéré par la plante, mais dans les jeunes nodosités que nous avons à notre disposition la digestion n'était pas encore survenue. Cependant nous avons aperçu des cellules spéciales dont la Bactérie ne se colorait pas d'une manière intense, les Bactéries étant devenues moins chromatiques, ce qui est un signe du commencement de la digestion.

L'examen des nodosités de ces trois espèces de *Coronilla* nous a montré que dans les tubercules de *C. scorpioïdes* et de *C. glauca* le microorganisme n'évolue pas en sphérules, tandis que chez *C. iberica* il passe par les stades

bactéroïde et sphérulaire pour être à la fin digéré par la plante.

Que tirer de ces constatations ? Les tubercules de ces trois Coronilles ont-ils été infestés par deux espèces distinctes de Bactéries ou plus simplement la différence qu'on remarque dans l'évolution de ces microorganismes serait-elle due au fait que les tubercules se sont développés dans des conditions différentes ? Il est difficile de répondre à ces questions sans entreprendre des recherches spéciales consacrées à la culture de ces Bactéries et à des expériences d'inoculations.

AESCHYNOMENINAE

Ormocarpum glabrum (1).

Sur ces racines nous avons trouvé une sorte de renflements, que nous avons fixés pour les examiner. Les coupes obtenues ne présentent pas la structure caractéristique d'un tubercule. C'étaient des racines normales, dont l'écorce contenait un peu de grains d'amidon et quelques filaments mycéliens. Il est probable que ces renflements étaient provoqués par ces derniers.

Ormocarpum glabrum est une Légumineuse ligneuse exotique et nous savons que souvent ces plantes ne peuvent produire des tubercules sur leurs racines lorsqu'elles sont transplantées dans nos pays. Mais il est aussi regrettable que nous n'ayons eu à notre disposition qu'un seul échantillon de cette plante, car l'exemple de *Bauhinia*, dont il nous a fallu dépoter plus de 20 pieds pour trouver 3 ou 4 nodosités, montre qu'il ne faut pas se hâter de conclure à l'absence de tubercules sur l'examen d'un individu isolé.

1. Serres du Mus. d'Hist. nat. Paris, juillet 1930.

STYLOSANTHINAE

Arachis hypogaea L.

Nous devons le matériel qui nous a servi à l'étude des tubercules d'*Arachis hypogaea* à la bienveillance de M. Aug. CHEVALIER, Professeur du Muséum qui nous a donné quelques nodosités à l'état frais, et une grande quantité à l'état sec, provenant de son herbier. Le tout a été fixé au : REGAUD, FLEMMING, BOUIN et NAWASCHIN.

Les nombreuses coupes que nous avons examinées nous ont montré une structure très particulière et très intéressante. Nous avons dû reconnaître, dès le début de cette étude, que nous étions en présence d'une Bactérie un peu différente de celle qui provoque en général les nodosités des *Légumineuses*.

Les tubercules frais mesuraient à peine 1 mm. de diamètre, tandis que parmi ceux de l'herbier il y en avait de beaucoup plus grands. Ils sont de forme sphérique ou allongée, quelquefois même dichotomique.

Le manteau est formé de 3 à 4 assises de cellules allongées et aplaties. Puis vient l'endoderme ou voile du tubercule, constitué par des cellules à membranes épaisses contenant des précipités vacuolaires. Le centre est occupé par la médulle dont quelques couches externes forment l'écorce du tubercule. Les cellules de l'écorce dans les jeunes tubercules sont pleines de grain d'amidon, tandis que dans les tubercules plus âgés l'amidon a été utilisé par la plante et nous trouvons à l'intérieur de ces cellules seulement quelques endochromidies. Les cordons libéro-ligneux sont souvent des îlots assez volumineux. Ils ont la structure de stèles binaires, mais lorsque quelques cellules du bois font défaut, ces cordons libéro-ligneux ressemblent à des faisceaux concentriques. Ce phénomène est très fréquent dans les tubercules des *Légumineuses*, où le système conduc-

teur montre tous les passages d'une structure à l'autre. La médulle proprement dite est souvent traversée par 2-3 assises parenchymateuses qui la divisent en médulles secondaires. Mais en général elle a l'aspect d'une petite nappe de Bactéries sans aucune cellule intermédiaire. Les cellules hospitalières, petites, polyédriques ou un peu déformées sont remplies par le microorganisme et montrent rarement une petite vacuole centrale. Ni les cellules spéciales, ni même leurs noyaux simplement un peu déformés et écrasés ne présentent d'hypertrophie. Au stade initial la Bactérie est un bâtonnet extrêmement court et fin mesurant $0,4\mu$ de longueur. C'est la Bactérie la plus petite que nous avons observée jusqu'à ce jour dans les tubercules des *Légumineuses*. De plus son extrême finesse la rend difficilement visible. Nous n'avons pas observé de filaments muqueux, mais des files de Bactéries qui entourant le noyau, se dispersent et se multiplient dans les cellules hospitalières (Pl. XXXVI, Fig. 15 et 16). Le microorganisme grossit peu à peu, surtout à l'une de ses extrémités et prend la forme de massue (Pl. XXXVI, Fig. 17 et 18), puis le renflement terminal augmente et nous avons une sphérule avec un court prolongement qui petit à petit se résorbe. Cette forme sphérique de la Bactérie mesure au début 1μ , puis $1,5\mu$ et quelquefois atteint 3μ de diamètre (Pl. XXXVI, Fig. 19). Les coupes transversales dans les différentes régions d'un tubercule nous montrent des médulles contenant de petites sphérules de différentes tailles. Une coupe faite plus près du sommet du tubercule contiendra de petites sphérules de 1μ de diamètre, alors qu'une autre faite vers la base du tubercule montrera des sphérules plus grosses, $2-3\mu$. La digestion survient, et dans les cellules spéciales il ne reste plus que quelques sphérules entourées d'un peu de protoplasme cellulaire (Pl. XXXVI, Fig. 20 et 21). Tout a été utilisé par la plante. Avec la digestion, les noyaux dégénèrent aussi et nous ne trouvons plus que des cellules complètement vides. La

médulle n'est plus qu'une zone claire formée de cellules plus ou moins détruites à membranes déchirées qu'entourent des tissus plus vivants de l'écorce, de l'endoderme et du manteau. Nous avons l'impression que l'évolution du court et fin bâtonnet qu'est d'abord la Bactérie en une sphérule est très rapide. Il est à noter que la digestion de la Bactérie est tellement complète qu'elle se fait sans presque laisser de trace. Le microorganisme des tubercules d'*Arachis hypogaea* ressemble beaucoup à celui des tubercules de l'Aulne dont nous avons commencé également l'étude. En général l'évolution de ces Bactéries se fait simultanément dans toutes les cellules d'une région. Quelquefois cependant dans une même cellule, nous voyons vers la périphérie des sphérules plus grandes, puis vers le centre les sphérules sont plus petites, et tout à fait au milieu il reste encore quelques bâtonnets (Pl. XXXVI, Fig. 17). Nous avons remarqué que chaque sphérule possède un petit point chromatique en son centre, mais il est tellement minuscule qu'il est difficile de lui attribuer le nom de noyau, bien qu'il en occupe la position (Pl. XXXVI, Fig. 19).

Les cellules de l'écorce des jeunes tubercules sont littéralement remplies de grains d'amidon de différentes tailles. (Pl. XXXVI, Fig. 16). Ces réserves sont aussi employées par la plante principalement au moment de la maturation des graines. Pour cette raison on ne trouve plus d'amidon dans les tubercules âgés, les cellules de l'écorce ne contenant alors que des précipitations. Nous avons vu des grains d'amidon même dans le cylindre central d'une jeune racine.

Nous considérons que l'*Arachis hypogaea* profite largement du microorganisme qui vit dans ses racines et provoque la formation des nodosités.

DESMODIINAE

Desmodium Dillenii Darl. (1).

Nous avons recueilli quelques rares tubercules sur les radicelles proches de la racine principale. Ils étaient de petite taille et avaient une forme sphérique. Fixation au REGAUD et au BOUIN. Les jeunes tubercules montrent une médulle formée de cellules spéciales très peu hypertrophiées, pleines de Bactéries et ayant l'apparence d'une sorte de pavage, tandis que les nodosités plus âgées, renfermaient des cellules hospitalières très hypertrophiées avec des membranes en grande partie détruites. Les cellules intermédiaires sont très peu nombreuses et contiennent beaucoup d'amidon, leurs noyaux se trouvent comprimés par ces grains de réserve. Dans le protoplasme pariétal de ces cellules on distingue de beaux cytosomes et à côté d'eux, des corpuscules un peu plus gros, que nous considérons comme des précipitations chromatiques (Fig. 31). Les tubercules de *Desmodium Dillenii* sont très riches en amidon. Les cellules de l'écorce sont également remplies par ces grains et même les cellules du manteau en possèdent une quantité notable.

Dans les jeunes cellules hospitalières, le vacuôme est représenté par 2 à 4 petites vacuoles, qui plus tard s'unissent et forment une grande vacuole centrale, dont nous ne retrouvons plus trace dans les cellules remplies complètement par les Bactéries.

Le noyau des cellules spéciales est fortement hypertrophié, tout en gardant sa forme sphérique. Il a une structure réticulée, et son nucléole montre des bourgeonnements très caractéristiques. Ce phénomène de dégénérescence du nucléole coïncide avec la destruction des membranes cel-

1. Pépinière de Vilmorin. Verrières, juin 1926.

lulaires et avec la virulence de la Bactérie. Le noyau finit par être complètement détruit et c'est en général le nucléole qui disparaît le premier, puis la membrane nucléaire et enfin le nucléoplasme.

La forme initiale de la Bactérie est un bâtonnet très fin, aussi fin que celui des tubercules d'*Arachis hypogaea*, mais peut-être un peu plus allongé. Ensuite le bâtonnet s'allonge et se gonfle un peu au milieu où nous apercevons souvent un point plus chromatique. Dans les cellules spé-

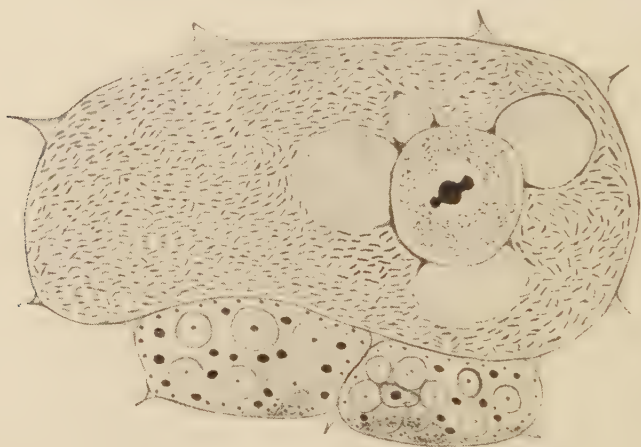


Fig. 31. — *Desmodium Dillenii* Darl. Cellule spéciale pleine de Bactéries. Le nucléole montre des bourgeonnements. A côté, deux cellules intermédiaires contenant des grains d'amidon, des cytosomes et des précipitations chromatiques.

ciales des tubercules âgés nous avons au premier abord l'impression que les Bactéries qui les remplissent sont encore plus petites que les éléments qui leur ont donné naissance. Mais ce n'est qu'une apparence. Un examen plus méticuleux permet de constater que ce que nous prenons au premier coup d'œil pour la Bactérie entière n'est que le point chromatique central, le reste du corps du microorganisme étant devenu presque incolore. Mais en dehors de cela nous n'avons pas observé une véritable altération de la Bactérie, en revanche les tissus du tuber-

cule sont les premiers ravagés. Dans la zone basilaire des tubercules, nous ne trouvons pas seulement les membranes des cellules spéciales déchirées, mais encore celles des cellules intermédiaires, dont les grains d'amidon sont en grande partie utilisés par la plante.

Nous n'avons pas pu voir ici le filament muqueux, mais simplement des files de Bactéries comme chez *Arachis*. Il est bien probable que ces files sont les véritables porteurs de Bactéries, car nous n'avons pas vu trace de filament muqueux proprement dit.

Les cordons libéro-ligneux sont des stèles binaires avec quelques déformations. Dans certains tubercules la médulle est divisée en médulles secondaires.

Lespedeza Sieboldii (1) Miq.

Tubercules nombreux. Fixation au BOUIN.

Dans les coupes nous remarquons tout d'abord de gros grains d'amidon, souvent composés qui remplissent les cellules intermédiaires et celles de l'écorce. Les cellules spéciales sont très hypertrophiées et leurs membranes déchirées. Nous y trouvons un gros noyau réticulé, quelquefois une vacuole centrale et une quantité de Bactéries. Celles-ci semblent conserver leur forme initiale en court bâtonnet pendant presque tout le temps qu'elles passent dans les tissus du tubercule, leur dimension qui était primitivement de $0,7\ \mu$ ne dépasse pas $1,2\ \mu$ à la fin de l'évolution. Nous avons examiné des tubercules de grosseur et d'âge très différents, et dans chacun d'eux la Bactérie gardait sa forme de court et fin bâtonnet. Dans certaines cellules spéciales de tubercules âgés plusieurs petites vacuoles et des Bactéries ayant perdu de leur chromatocité donnent un aspect vaporeux à cette partie de la médulle. Il faut noter que les membranes cellulaires sont vite dé-

1. Pépinière Vilmorin, Verrières, août 1926.

truites et ceci se produit avant même l'utilisation complète de l'amidon (Pl. XXXII, Fig. 8).

Ici aussi, le nucléole présente des bourgeonnements. Nous soulignons que ce phénomène manifeste en général une dégénérescence du noyau, car nous le rencontrons toujours dans des cas, où le parasite a eu le dessus sur les cellules hospitalières.

Nous n'avons pas pu voir le filament muqueux. Il est probable qu'une résorption complète de son mucus se produit dès sa pénétration dans les cellules hospitalières ce qui en efface toutes traces.

Ajoutons que cette Bactérie par sa petite taille et par son comportement dans les cellules spéciales ressemble beaucoup à celles des tubercules de *Desmodium*.

DALBERGIEAE

PTEROCARPINAE

Dalbergia Sissoa Roxb. (1).

N'ayant pas trouvé de tubercules sur ses racines nous avons fixé quelques fragments de ces dernières. L'examen des coupes nous a montré qu'elles ne contenaient ni Bactéries, ni hyphes mycéliens.

PHASEOLEAE

CAJANINAE

Atylosia barbata W. et Arn. (2).

Tubercules globuleux et de petite taille, de 1 à 3 mm. de diamètre disposés isolément sur les radicelles, rarement

1. Serres du Mus. d'Hist. nat., juillet 1930.

2. Jardin des plantes, Mus. d'Hist. nat., juin 1926.

groupés par 2 ou 3. Leur couleur était blanchâtre. Fixation au REGAUD.

La Bactérie est un très court bâtonnet, dont la forme varie peu pendant sa vie dans les cellules hospitalières. Au début elle mesure $1\ \mu$ pour atteindre plus tard à peine $2,5\ \mu$. Les cellules spéciales et leurs noyaux ne présentent pas d'hypertrophie sensible (Fig. 32, A et B). Dans les tu-

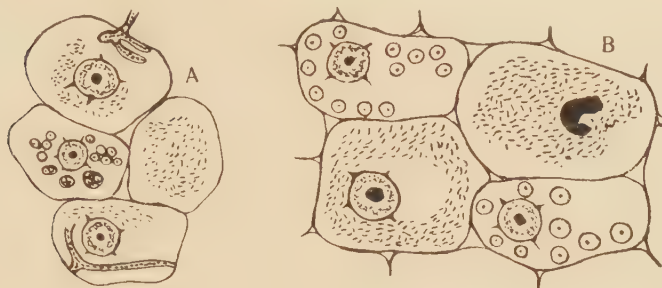


Fig. 32. — *Atylosia barbata* Wet. et Arn. A. et B. - quelques cellules spéciales et intermédiaires.

bercules plus âgés, nous trouvons la plupart des membranes des cellules hospitalières déchirées.

Les cordons libéro-ligneux sont des stèles binaires avec des passages à la structure des faisceaux concentriques.

Les tubercules d'*Atylosia barbata*, ne sont pas riches en amidon ni en précipitations chromatiques. Nous avons remarqué que le parasite ne s'installait pas d'une façon caractéristique dans les cellules : il occupe tantôt le centre, tantôt il recule vers la périphérie, ou bien n'envahit qu'une partie de celle-ci. Dans la zone basilaire à côté des noyaux très peu déformés par la présence du parasite, nous en voyons qui sont plus ou moins irrégulièrement hypertrophiés, d'autres enfin sont simplement représentés par une masse très chromatique, ou même disparaissent complètement.

Cassia mimosoïdes D. C.

Notre travail tirait à sa fin lorsque le professeur A. CHEVALIER qui revenait d'un voyage en Afrique Occidentale (Côte d'Ivoire) nous a obligeamment procuré des tubercules de cette *Caesalpininée*. Ce savant nous a fait remarquer que les *Caesalpininées*, même dans leurs pays d'origine ne possédaient pas toujours des tubercules sur leurs racines. C'est ainsi qu'on a retiré plus de vingt pieds de cet arbrisseau avant d'en trouver un qui ait des tubercules. Nous-même, nous avons cherché des tubercules à maintes reprises sur plusieurs exemplaires de *Cassia* cultivés, mais nous n'en avons jamais trouvé jusqu'ici. En tout cas la racine de *Cassia mimosoïdes* qui nous a été rapportée et qui mesurait 25 cm. de longueur, était couverte ainsi que ses radicelles, de plus d'une centaine de tubercules. Ces nodosités avaient une forme sphérique ou un peu allongée. Le matériel a été fixé dans quatre fixateurs différents.

Au microscope nous voyons que ces tubercules ressemblent beaucoup à ceux de certaines Papilionacées. Dans la médulle, les cellules intermédiaires sont rares, et de petite taille, parfois même elles font complètement défaut. Les cellules spéciales sont très hypertrophiées et nous en avons mesuré jusqu'à 215μ de longueur. Elles sont remplies de Bactéries et nous n'y apercevons aucune vacuole (Pl. XXXVI, Fig. 14). Le noyau se déforme, mais ne s'hypertrophie pas beaucoup même dans les cellules de très forte dimension. Il a une structure réticulée, son nucléole est petit et se désagrège progressivement par formation de bourgeonnement. La Bactérie mesure initialement jusqu'à 1μ et pénètre dans les cellules par l'intermédiaire de fines zooglées (Pl. XXXVI, Fig. 10, 12 et 13). Nous disons zooglée, car on n'y voit pas cette couche un peu épaisse qui forme comme une sorte de membrane au filament mu-

queux. Ces files de Bactéries se remarquent même dans les cellules spéciales plus âgées, comme si leur matière gélatineuse n'avait pas été résorbée partout (Pl. XXXVI, Fig. 11). Nous avons eu à examiner de très bonnes préparations et nous n'avons pas trouvé trace de véritable filament muqueux, mais seulement ces fils ponctués de place en place. Pendant leur séjour dans les cellules hospitalières les éléments bactériens s'allongent un peu et deviennent d'une longueur de $2,3\mu$. A ce stade les deux extrémités du bâtonnet se décolorent légèrement, mais le centre reste toujours très chromophile. Par la coloration à l'hématoxyline cette partie se colore en noir et nous donne l'impression que la Bactérie est bien plus petite qu'elle n'est en réalité (Pl. XXXVI, Fig. 14). Nous n'avons observé aucune digestion du microorganisme, il se montre d'une grande virulence, mais par contre les membranes des cellules spéciales de la zone basilaire sont souvent très déchirées. Nous trouvons de l'amidon en petite quantité et seulement dans les cellules de l'écorce. Cette dernière contient les faisceaux qui ont une structure binaire.

CULTURE DU RHIZOBIUM

Nous avons fait quelques essais de cultures de Rhizobium des tubercules d'*Acacia dealbata*. Pour isoler cette Bactérie nous avons au préalable stérilisé les tubercules en les lavant tout d'abord bien à l'eau, ensuite les tremper pendant 3 à 4 minutes dans le liquide suivant :

Eau distillée.....	500 cme.
Bichlorure de mercure	1 gr.
Acide chlorhydrique	2 cme. 5

Après quoi nous les lavions de nouveau dans l'eau stérilisée. Les instruments qui nous servaient à cette opération étaient également stérilisés et flambés. Au moment de

couper les tubercules nous les passions un instant à la flamme d'un bec Bunsen. Nous avons employé pour ces cultures un milieu solide (moût de bière, eau et gélose). Nous avons obtenu facilement des cultures pures. Les colonies avaient la forme de petits disques de 4 à 5 mm. à développement lent et de couleur grisâtre. Les Bactéries sont des bâtonnets, plutôt allongés, de 2 à 3 μ . A l'une des deux extrémités on aperçoit un point chromatique et tout autour, à la périphérie du microorganisme, d'infiniment petits points également chromatiques. Les Bactéries sécrètent une faible quantité de mucus et y sont disposées séparément ou par 2 ou 3 en file. Il nous semble que le petit point chromatique qui se trouve à l'une des deux extrémités de la Bactérie prend part à la division de cette dernière, car nous le retrouvons dans les deux Bactéries filles. Nous avons surtout cherché à voir si la Bactérie possédait ou non un flagellum. Nous avons employé avec beaucoup de minutie les colorations spéciales qui sont indiquées dans les manuels pour mettre en évidence ces flagellum, mais n'avons pas réussi dans ces tentatives. Nous n'avons pas continué ces recherches si intéressantes, mais qui n'entraient pas dans le plan de notre travail.

DEUXIÈME PARTIE

DEUX CHAMPIGNONS PARASITES DES TUBERCULES DES LÉGUMINEUSES

PHYCOMYCÈTES

Pythium tubercolorum (Vuillemin) M. L. T.

Les premiers auteurs qui se sont occupés de la nature du Cryptogame qui provoque les tubercules des *Légumineuses* se sont heurtés à bien des difficultés. Ce qui a le plus compliqué les interprétations c'est surtout les deux aspects sous lesquels le *Rhizobium* se présente dans les tissus hospitaliers : les éléments en courts bâtonnets ou ramifiés (Bactéroïdes) et les filaments muqueux (porteurs des Bactéries), ces derniers justement ont été peut-être une des principales causes qui ait induit plusieurs savants à conclure à la nature mycélienne de l'hôte. Et VUILLEMIN (1888) en étudiant les tubercules radicaux des Légumineuses, trouve dans les nodosités de *Galega officinalis* et *Medicago disciformis* de véritables hyphes mycéliens, qui forment des sporanges. En poursuivant ses recherches il conclut que le champignon en question est une *Chytridinée* du genre *Cladochytrium* qu'il nomme : « *Cladochytrium tubercolorum* » Vuillemin, et qui provoque la formation des

tubercules. Mais on voit par son exposé et par ses dessins qu'il a confondu les filaments muqueux et les hyphes du véritable champignon qui infestent également les nodosités des plantes mentionnées plus haut. En 1905, VUILLEMIN avait reconnu que l'endophyte qu'il avait décrit précédemment n'est pas une *Chytridinée* mais un *Pythium* qui

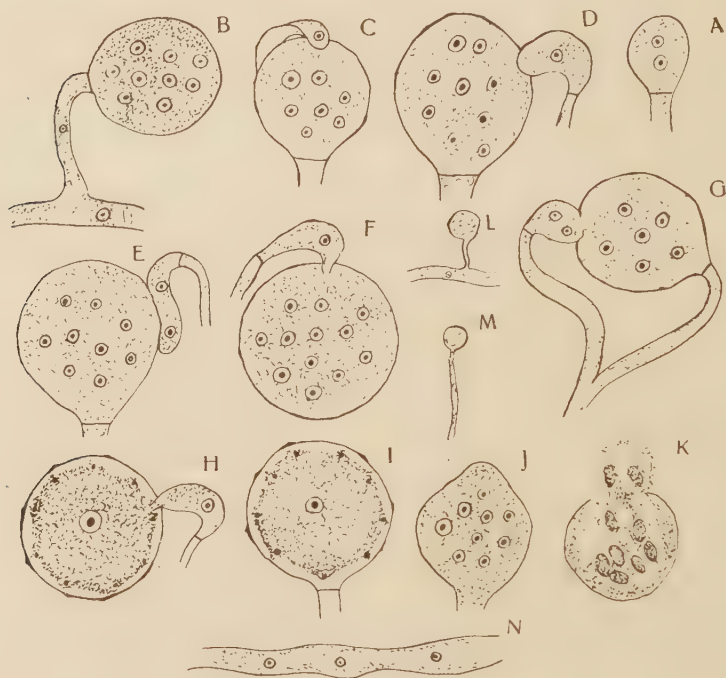


Fig. 33.— *Pythium tuberculorum* (Vuillemin) M. L. T. Dans un tubercule de *Coronilla iberica* Bieb. A. et B. - oogones, C. D. et E. - oogones et antheridies; F. et G. - Antheridies dont le prolongement pénètre dans les oogones; H. et I. - oosphères; J. - sporange; K. - sporange dont le contenu se vide; L. et M. - conidies; N. - filament mycélien.

n'a rien de commun avec les productions filamenteuses des tubercules auxquelles il donne le nom d'hyphoïdes.

Au cours de nos recherches sur les nodosités des *Légumineuses* nous avons aussi constaté dans un tubercule de *Coronilla iberica* la présence d'un *Pythium* que nous supposons identique à celui décrit par VUILLEMIN. Il faut

remarquer, que ce parasite avait provoqué une désorganisation complète de la zone moyenne et de la zone antérieure du tubercule envahi. Dans la première partie de notre travail (Pl. XV) nous avons décrit cette désorganisation qui n'a pas été notée par VUILLEMIN. Néanmoins cet auteur avait bien vu, que le mycélium pénétrait profondément dans les tissus du tubercule. Nous avons également remarqué jusque dans la partie centrale du tubercule la présence d'hyphes mycéliens parcourant les espaces intercellulaires et circulant dans les cellules après avoir traversé les membranes.

Avant de donner la description de *Pythium tuberculorum*, nous voudrions dire quelques mots sur sa position systématique.

Le genre *Pythium* est un petit groupe de champignons primitifs avec des formes aquatiques et terrestres. Il a été créé par PRINGSHEIM (1858) pour deux espèces aquatiques. Ensuite SCHENK décrivit en 1859 *P. gracile*, puis vinrent les travaux de DE BARY (1860), CORNU (1872), HESSE (1874). En 1907, BUIER publia une monographie du genre *Pythium*. C'est une étude très complète des travaux sur ce genre jusqu'à cette date. Les *Pythium* réunis primitivement aux *Saprolegniaceae*, le furent ensuite aux *Pero-*
nosporaceae.

Dans l'ouvrage de FITZPATRICK (The Lower Fungi) le genre *Pythium* est placé dans la famille de Pythiaceae avec trois autres genres voisins.

PHYCOMYCETES	}	1. CHYTRIDIALES	{	ALBUGINACEAE	{	PYTHIOGETON	
		2. ANCYLISTALES				PYTHIUM	
		3. BLASTOCLADIALES				PHYTOPHTHORA	
		4. MONOBLEPHARIDALES				TRACHYSphaera	
		5. SAPROLEGNIALES		PYTHIACEAE			
		6. PERONOSPORALES					
		7. MUCORALES		PERONOSPORACEAE			
		8. ENTOMOPHTHORALES					

Les filaments mycéliens de *Pythium tuberculorum* sont des hyphes non cloisonnés, mesurant de 2 à 3 μ de diamètre et renfermant de place en place un noyau. Aux extrémités des hyphes il y a des parties plus ou moins renflées à structure alvéolaire et possédant de 1 à une dizaine de noyaux. Ce sont ou des sporanges ou des oogones non encore fécondés, mesurant jusqu'à 28 μ de diamètre. En observant bien ces derniers nous apercevons la cloison qui les sépare du filament mycélien ainsi que l'anthéridie bien accolée à leur périphérie. L'anthéridie provient d'un autre filament que l'oogone, ou d'une branche du filament qui porte l'oogone (Fig. 33 G). Nous n'avons pas observé d'anthéridies hypogynales dont parlent les auteurs et qui sont tout simplement une petite cellule au-dessous de l'oogone et formée sur le même filament qui porte l'oogone. Ces filaments mâles n'ont pas une forme bien déterminée. Ce sont de petits renflements terminaux, séparés comme l'oogone par une cloison du filament qui les porte. L'anthéridie située à la périphérie de l'oogone y envoie un fin prolongement en forme de canal par lequel passera son noyau pour venir féconder un seul des noyaux femelles. Après la fécondation, l'oogone devient une oosphère, c'est-à-dire un œuf. Les noyaux non fécondés se portent à la périphérie de l'oosphère et dégèrent (Fig. 33 H et I). D'après les auteurs l'anthéridie possède de 1 à 3 noyaux. Ceci doit être exact, car nous avons observé des oosphères, c'est-à-dire des oogones déjà fécondés et dont l'anthéridie accolée possédait encore un noyau qui ne tarde pas vraisemblablement à périr (Fig. 33 H). La fécondation est suivie d'une modification du cytoplasme de l'oogone devenu oosphère. Il se forme une mince couche de protoplasme hyalin et très réfringent immédiatement au-dessous de la membrane de l'oosphère, puis une première zone de protoplasme granuleux et plus dense, et enfin une deuxième zone de protoplasme alvéolaire parsemé de petites vacuoles dans lequel se trouve le noyau double de

l'oosphère. Nous avons remarqué, en outre, qu'après la fécondation la membrane de l'oosphère s'épaissit et devient légèrement réticulée. A l'intérieur, l'oospore est d'un diamètre de 2 à 3 μ à peine inférieur à celui de l'oosphère, tandis qu'en général l'oospore est bien plus petite que l'oosphère. Il est probable que les oospores que nous avons observées étaient formées depuis peu et que le contenu de l'oosphère (l'oospore) se contracte progressivement pendant un certain temps ou tout simplement c'est un caractère de cette espèce de *Pythium*. D'autre part nous n'avons pas observé de germination de ces oospores. Ceci est explicable, car les oospores du *Pythium* germent après un laps de temps assez long.

Les sporanges, comme les oogones, peuvent être terminaux ou intercalaires ou enfin former une chaîne. Ils contiennent de nombreux noyaux qui représentent autant d'énergides pour la formation des zoospores. A la maturité ces dernières quittent le sporange en masse avec le reste du protoplasme vacuolaire (Fig. 33 K). Nous n'avons pas observé des zoospores libres comme les a décrites VUILLEMIN. Ce savant a pu voir les zoospores en mettant les tubercules dans l'eau pendant un certain temps avant de les examiner. Dans ces conditions, il voit s'échapper des zoosporanges qui se trouvent à la périphérie du tubercule, des zoospores à un flagellum. Il a observé également un rapprochement de deux zoospores, qui se séparent ensuite et il dit : « nous ne savons trop quelle interprétation attribuer à cette sorte de conjugaison ». En tout cas d'après certains auteurs, les zoospores des *Pythium* qui ne vivent pas dans un milieu aquatique germent souvent directement sans conjugaison préalable. Notons encore la présence de conidies arrondies, d'un diamètre de 4 à 5 μ , formées sur des conidiophores plus ou moins longs (Fig. 33 L et M).

VUILLEMIN a trouvé que ce champignon utilise l'amidon qui s'accumule dans les tubercules, mais nous pouvons dire

seulement que nous n'avons jamais trouvé trace d'amidon dans le tubercule envahi par ce *Pythium* que nous considérons comme un véritable parasite des tubercules radicaux des *Légumineuses*.

Nous avons créé cette nouvelle espèce, après l'avoir comparée avec toutes celles décrites dans la monographie du genre *Pythium* par BUTLER et avec lesquelles *Pythium tuberculorum* ne montrait pas des caractères identiques. Tantôt c'est l'habitat qui était très différent (par exemple aquatique) tantôt ce sont les dimensions de l'oogone, ou encore la position de l'anthéridie, enfin la membrane de l'oosphère qui devenait légèrement réticulée dans notre espèce.

La présence simultanée dans le même tubercule du *Pythium* et d'un nématode, nous a fait penser que le champignon pouvait avoir été introduit par le nématode. En effet, les nématodes sont souvent parasités par un *Pythium anguillulae aceti* Sadebeck. Cette supposition tombait immédiatement, car les oogones et les oosphères du parasite des Anguillules ont un diamètre de 6 μ , donc bien plus petit que celui des mêmes organes de *Pythium tuberculorum*.

Enfin dans un tubercule de *Robinia pseudoacacia* L. et dans un autre d'*Astragalus hirsutum* L. nous avons trouvé dans les premières couches cellulaires du manteau la présence des sporanges presque mûrs, mais plus volumineux que ceux de *P. tuberculorum* et surtout contenant un nombre bien plus considérable de spores. N'ayant pas un matériel suffisant pour l'étude de ces sporanges, nous n'avons pas pu déterminer le groupe du champignon auquel ils appartiennent.

ASCOMYCETES.

Ascorhiza Leguminosarum, g. nov. sp. nov.

Dans les cellules du manteau d'un tubercule d'*Astragalus alopecuroïdes*, nous avons trouvé, par hasard, des hyphes mycéliens. Nous avons pu très facilement établir que ces filaments appartenaient à un *Ascomycète*, car à côté d'eux on apercevait de place en place de véritables périthèces avec asques et ascospores. Nous nous sommes mis tout de suite à rechercher les différents stades de la formation de ces organes. Malheureusement nos observations n'ont pu porter que sur les quelques coupes de ce tubercule qui était habité normalement par la Bactérie et par le mycélium du champignon. Les hyphes de l'*Ascomycète* du tubercule d'*Astragalus alopecuroïdes* restent dans les couches du manteau et nous ne trouvons aucune anomalie dans la nodosité envahie par le champignon. Tout au contraire, nous avons remarqué que le tubercule était très bien développé et son deuxième hôte, le champignon également. Ce dernier avait même assuré sa reproduction sexuelle par périthèces et sa reproduction asexuelle par chlamydospores. Après un examen très détaillé des coupes, nous avons pu relever quelques stades de la formation des périthèces, des asques et des ascospores appartenant à cet *Ascomycète* parasite. L'intérêt que ce champignon a suscité en nous, nous a conduit à aborder la bibliographie du groupe auquel il appartient et en particulier celle qui se rapporte à la reproduction sexuelle des *Ascomycètes*, et où sont mêlés les noms de : DE BARY, BREFELD, DANGEARD, HARPER, BARKER, CLAUSSEN, BLACKMAN, WAGER, MAIRE, GUILLIERMOND, BROWN, MOREAU, etc. Parmi tant d'interprétations différentes et plus ou moins hardies sur la fécondation sexuelle des *Ascomycètes*, celle

de DANGEARD se justifie tous les jours par de nouveaux travaux. Sans nous arrêter davantage sur la bibliographie de la question nous essaierons de donner une description de notre *Ascomycète*.

Le thalle de ce champignon est représenté par des filaments plus ou moins longs et cloisonnés dont les articles sont uninucléés. Parmi les nombreux hyphes mycéliens, nous avons souvent rencontré des filaments accolés parallèlement sur une certaine partie de leur longueur (Pl. XXXIX, Fig. 1 et 2) ou chevauchant à leur extrémité. Ces deux filaments se développant en même temps, ont à peu près la même taille et il est difficile de leur donner immédiatement les noms qui leur correspondent, notamment celui de trophogone au rameau stérile et d'ascogone au rameau fertile. Mais il n'est pas rare cependant que dès le début, l'ascogone se présente avec un plus grand diamètre.

Nous voulons remarquer ici, que les filaments mycéliens qui se trouvaient dans les couches extérieures du manteau étaient plus vigoureux et avaient des noyaux plus chromatiques. C'est également dans cette région que le champignon avait formé ses organes de reproduction. Tous les autres filaments qui s'étaient introduits un peu plus profondément dans les tissus du manteau et ceux de l'endoderme du tubercule, montraient une dégénérescence et aucun indice d'organes de reproduction.

Nous n'avons pas pu suivre l'apparition de la première cloison dans le filament du trophogone ni la division de son noyau, mais nous avons vu cependant des trophogones où les noyaux étaient complètement dégénérés et où ils n'étaient plus visibles à l'intérieur du filament déjà cloisonné. Dans les figures 1 et 2, planche XXXIX, le noyau de l'ascogone s'est divisé une fois, mais la cloison n'est pas encore apparue pour nous donner une cellule supérieure et une cellule basilaire. Les noyaux de l'ascogone sont notablement plus gros que ceux des autres filaments. Nous assistons ensuite à un enroulement du filament ascogène,

c'est-à-dire du gamétophore, dont le noyau a subi plusieurs divisions, suivies de quelques cloisonnements (Pl. XXXIX, Fig. 3, 4, 5, 6, 7, 8 et 9). A ce moment le premier filament recouvrant apparaît au-dessous de la cloison basilaire de l'ascogone, entoure le gamétophore, donnant ainsi naissance au périthèce. La première assise du périthèce est bientôt dédoublée. Les figures 10, 11 et 12 dans la planche XXXIX nous montrent le gamétophore enroulé et une ou deux assises de cellules du périthèce. Les cellules du gamétophore devenues plurinucléées se cloisonnent et donnent naissance à des articles binucléés qui ne sont pas autre chose que les diplogamètes dans lesquels se produira la fécondation (Pl. XXXIX, Fig. 13, 14 et 15). Parmi ces articles binucléés il y a un certain nombre de cellules libres uninucléées qui sont tout simplement des cellules nourricières. Une fois les cellules binucléées formées, elles se dissocient à l'intérieur du périthèce parmi les cellules nourricières. Le nombre des diplogamètes est très variable. Nous avons rencontré dans notre cas de deux à six articles binucléés et même plus. Les noyaux des diplogamètes sont plus volumineux et plus chromatiques que ceux des autres cellules du périthèce. Lorsque la fécondation est opérée dans ces diplogamètes, donc après fusion de leurs deux noyaux, nous avons une cellule œuf, qui grossit et peut atteindre jusqu'à $17\ \mu$ de diamètre (Pl. XXXIX, Fig. 14 et 15). Le noyau de l'œuf, c'est-à-dire de l'asque, se divise trois fois, et donne huit noyaux qui fournissent les énergides des huit ascospores.

Nous avons remarqué que la maturité ne se fait pas simultanément dans tous les asques. Dans les périthèces nous trouvons des diplogamètes à côté d'un œuf et d'un asque avec des spores déjà mûrs (Planche XXXIX, fig. 15). Dans les asques de ce champignon il n'y a pas d'épiplasme. Les ascospores sont ovoïdes et ont $9\ \mu$ sur $6\ \mu$ (Pl. XXXIX, Fig. 16). Elles ont à leur maturité une épaisse couche de protoplasme hyalin et dense, ainsi qu'une

membrane cutinisée et réticulée. Souvent ces ascospores sont binucléées et possèdent une sorte de sillon longitudinal. Les spores sont mises en liberté à l'intérieur du périthèce par destruction de l'asque. A la maturité des ascospores les cellules du périthèce commencent à se désorganiser : elles perdent leur noyau et leurs membranes se cutinisent. Les périthèces de cet Ascomycète mesurent $65\ \mu$ sur $40\ \mu$. Il y en avait de plus petits où le nombre des asques était moindre également. Nous avons eu de très belles colorations de ces périthèces, asques et ascospores.

Nous avons dit au début de cet exposé que ce Champignon produisait aussi des chlamydospores, nous les avons représentées dans la Planche XXXIX, Figures 17, 18, 19 et 20. Pour le *Monascus Barkeri* Dang., M. P.-A. DANGEARD décrit le phénomène suivant : « Pour le genre *Monascus*, le trophogone et l'ascogone montrent des modifications de forme et quelquefois l'ascogone au lieu de suivre son évolution normale se transforme tout simplement en chlamydospore ». Nous avons observé également ce phénomène et la figure que nous donnons dans la Planche XXXIX, Figure 22 ressemble étonnamment à celles de M. P.-A. DANGEARD (« *Le Botaniste*, X^e série, Pl. XXXII, Fig. 6, 7 et 8) dont nous avons pris connaissance ultérieurement.

Nous pouvons conclure avec tous ceux qui ont confirmé la fusion dangeardienne, que la fécondation chez les Ascomycètes se fait à la base de l'asque et non à la base de la formation du périthèce.

D'après nos observations, ce Champignon se classe au voisinage des *Aspergillées* et des *Monascées* avec lesquelles il présente de nombreux caractères communs.

Dans une note que nous avons publiée dans les Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences (t. 192, p. 497 du 23 février 1931), nous avons proposé pour ce champignon qui nous paraît nouveau, le nom de *Ascorhiza Leguminosarum*.

Nous avons retrouvé depuis le même Ascomycète

dans les nodosités de plusieurs autres *Légumineuses* :

Ascorhiza Leguminosarum dans un tubercule de *Cytisus scoparius* L.

Malgré que nous n'ayons pu voir tous les stades du développement des organes de reproduction du champignon envahissant le tubercule de *Cytisus scoparius*, nous pouvons l'identifier à l'*Ascorhiza Leguminosarum* que nous avons rencontré, pour la première fois, dans un tubercule d'*Astragalus alopecuroides* L., car les filaments mycéliens dans les deux tubercules ont le même aspect, les périthèces la même taille et les asques et ascospores les mêmes caractères morphologiques et dimensions. Les chlamydospores sont également identiques. Nous avons représenté dans la Figure 16 du texte l'aspect du tubercule envahi par les Bactéries, par l'*Ascomycète* et par un troisième hôte — un nématode. Nous voyons qu'un grand périthèce s'est formé dans une partie de la médulle et atteint de fortes dimensions (Pl. XL, Fig. 17), il est bien plus volumineux que les périthèces qui se forment dans les tissus du manteau du tubercule. Les deux couches de son périidium sont envahies par des Bactéries, tandis qu'en son centre se trouvent les cellules nourricières, les articles binucléés, des cellules œufs et un jeune asque avec quatre noyaux qui se diviseront encore une fois pour donner les huit énergides des huit ascospores. Nous remarquons que le noyau de l'œuf et les noyaux de l'asque sont entourés d'innombrables petits corpuscules chromatiques qui ne sont pas autre chose que des cytosomes. Dans d'autres périthèces, moins grands, nous avons trouvé des spores mûres. Ces dernières qui atteignent 10 μ de longueur sont souvent binucléées avec une membrane cutinisée et réticulée et un sillon longitudinal. Les asques ne parviennent pas simultanément à maturité. Dans un même périthèce nous trouvons des spores mûres à côté d'articles binucléés et des asques avec des noyaux en division. Dans la Planche XL, Figures 12, 13, 14, 15 et 16 nous avons reproduit le mycélium du champignon

et quelques stades de la formation du gamétophore ; la Figure 18 représente une spore binucléée et la Figure 19 des chlamydospores.

Ascorhiza Leguminosarum dans un tubercule
de *Cytisus scoparius* var. *Andreanus* Hort.

Nous retrouvons l'Ascomycète installé dans les tissus d'un tubercule et même dans l'écorce de la racine. C'est ainsi que nous avons observé un périthèce mûr dans les couches extérieures de l'écorce d'une racine. Nous avons représenté quelques figures se rapportant au début de la formation du périthèce, par exemple l'ascogone avec ses nombreux noyaux avant la formation des articles binucléés (Pl. XL, Fig. 20) et l'enroulement du gamétophore (Pl. XL, Fig. 21). Nous avons remarqué de très jeunes périthèces dans le manteau et l'écorce du tubercule. A l'intérieur de ces jeunes organes il y avait des cellules binucléées et des cellules œufs où la fusion des deux noyaux avait eu lieu. Quelquefois nous avons observé deux périthèces formés dans une même cellule l'un à côté de l'autre. Les spores mûres sont uni ou binucléées et possèdent une membrane réutilisée et cristulée (Pl. XL, Fig. 24) et un sillon longitudinal.

Nous retrouvons pour la quatrième fois le même Ascomycète dans les nodosités des Légumineuses, notamment dans un tubercule de *Brachysema lanceolatum* Meisn. Les quelques filaments entrelacés ou recourbés dont nous reproduisons l'aspect ne sont pas suffisamment différenciés pour que nous puissions en faire des ascogones et des trophogones. En tout cas nous restons avec l'impression que le filament ascogène s'enroule (Pl. XL, Fig. 1, 2, 3, 6 et 7). Nous avons pu voir de très jeunes périthèces et quelques-uns tout à fait mûrs (Pl. XL, Fig. 8 et 9). Ces derniers sont de différente grosseur. Certains mesurent jusqu'à 65 μ de diamètre. Les plus petits ont une longueur

de 30 μ et une largeur de 18 μ . Dans un des grands périthèces nous avons compté plus de 70 ascospores mûres, d'une forme ovoïde et souvent binucléées. Il nous semble que les filaments qui sont destinés à la formation des organes de reproduction sexuelle sont plus volumineux que les filaments végétatifs. Dans deux cellules mycéliennes nous avons vu le noyau au stade de la prophase avec le filament chromatique très net (Pl. XL, Fig. 4 et 5). En général les noyaux sont très visibles dans ces hyphes mycéliens.

A part ces quatre plantes dont les tubercules se trouvaient envahis par l'*Ascorhiza Leguminosarum* nous avons constaté la présence de filaments mycéliens, cloisonnés et uninucléés dans beaucoup d'autres nodosités, mais ne nous ne pouvions pas les rapprocher d'un groupe de champignons déterminé. Cependant dans des tubercules de : *Laburnum vulgare* gris, *Spartium junceum* L., *Robinia pseudoacacia* L., *Genista sibirica* Reichb. et *Piptadenia rigida* les filaments mycéliens ainsi que les chlamydospores que nous y avons observées avaient tout à fait l'aspect de ceux de l'*Ascorhiza Leguminosarum*.

D'après nos observations nous pouvons conclure que les tubercules radicaux des Légumineuses sont fréquemment envahis par des hyphes mycéliens et que l'*Ascorhiza Leguminosarum* s'y rencontre assez souvent. Nous considérons en outre que ce même champignon se comporte envers la plante hospitalière tout simplement comme un parasite, mais qui n'est cependant pas d'une force destructive notable.

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES ET CONCLUSIONS

Nous essaierons dans ce chapitre de souligner les faits les plus intéressants que nous avons constatés au cours de nos recherches.

Nous avons trouvé des nodosités sur les racines de toutes les *Papilionacées* que nous avons pu étudier. Les *Mimosées* cultivées en pleine terre dans le Midi en possédaient également, mais en serre, les racines de ces plantes en étaient souvent dépourvues. Quant aux *Cesalpiniées* il semble que les tubercules y soient assez rares, non seulement sur les exemplaires cultivés dans nos régions, mais aussi sur ceux qui poussent dans leur pays d'origine.

Les tubercules se trouvent en général sur les racines à une faible profondeur.

A.— CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES

Quelques plantes seulement présentaient des tubercules d'une forme très caractéristique, les *Robinia* (tubercules ayant la forme de petites coloquintes), les *Leucaena* (tubercules ressemblant à de petits grains de plomb). La plupart ont des formes plus ou moins allongées, arrondies ou digitées.

La couleur des tubercules est en relation avec leur âge et avec les conditions extérieures. Les jeunes tubercules sont de couleur claire, légèrement rosés ; les tubercules âgés sont marron foncé. Dans les terrains secs ils sont plus foncés que dans les terrains suffisamment humides. Leur taille est aussi très variable, on en trouve de tout

petits presque imperceptibles, tandis que d'autres peuvent atteindre plusieurs mm. de diamètre.

B. — *CARACTÈRES HISTOLOGIQUES*

a) *LES CELLULES SPÉCIALES*

Leur aspect peut être différent non seulement d'espèce à espèce, mais aussi d'un tubercule à l'autre et même d'une zone à l'autre dans un même tubercule. Alors que dans certains cas, l'hypertrophie est presque nulle, dans d'autres les cellules peuvent atteindre plus de $200\ \mu$ de longueur. Nous les trouvons aussi groupées de différentes façons : l'une à côté de l'autre formant une sorte de pavage ou dispersées parmi les cellules intermédiaires en nombre restreint. Les cellules de la zone antérieure ne contiennent que peu de Bactéries, celles de la zone moyenne en sont remplies et les cellules de la base ne renferment le plus souvent qu'un résidu amorphe provenant de la digestion des Bactéries.

Si dans certaines *Légumineuses* les cellules spéciales montrent une assez grande résistance au microorganisme, dans d'autres au contraire, les membranes sont déchirées et détruites très tôt. La plus ou moins grande résistance à l'envahisseur semble être spéciale à chaque cellule, en effet, nous avons rencontré dans un même tubercule, dans une même zone des cellules réagissant très différemment.

b) *L'ÉVOLUTION DU NOYAU*

Après de très nombreuses observations nous avons l'impression que la résistance du noyau est aussi très individuelle. A côté de noyaux qui réagissent à l'action du micro-organisme et se défendent bien, il y en a d'autres qui

s'altèrent et se désorganisent rapidement. Nous considérons aussi que lorsque le noyau est très fortement attaqué dès la pénétration du filament muqueux il est condamné à périr tôt ou tard ; dans la plupart des cas où le noyau persiste encore même après la digestion du parasite, nous supposons que les Bactéries en pénétrant dans la cellule n'ont pas fait irruption en masse autour du noyau et que, en conséquence ce dernier a eu le temps de réagir.

Nous avons remarqué pour certains tubercules que, dès la pénétration du filament muqueux dans les jeunes cellules proches du méristème, les noyaux se contractent et se déforment immédiatement. L'hypertrophie survient ensuite. Suivant les cas l'hypertrophie du noyau est insignifiante, alors que dans d'autres, elle peut être considérable. C'est encore d'après les zones que le noyau des cellules spéciales se trouve plus ou moins déformé, hypertrophié ou désorganisé. Le nucléole s'hypertrophie comme le noyau ou forme des bourgeonnements et se désagrège en petits corpuscules chromatiques.

En s'hypertrophiant le noyau prend une structure réticulée et sa membrane s'amincit considérablement, ce qui permet finalement aux Bactéries d'y pénétrer. Ce phénomène est très rare et nous l'avons observé seulement dans des cas où la Bactérie était particulièrement virulente et où en même temps l'hypertrophie du noyau était très grande. La résistance du noyau est minimum après la désorganisation de son nucléole. En général les noyaux hypertrophiés résistent mieux aux microorganismes, cependant nous avons vu des noyaux très peu hypertrophiés qui ne persistaient pas moins dans les cellules hospitalières même après la digestion des Bactéries.

Les noyaux fortement hypertrophiés montrent souvent des formes très bizarres. Une fois le nucléole désagrégé et la membrane nucléaire très amincie les restes du nucléoplasme se disloquent au milieu de la cellule pour disparaître complètement petit à petit. Quelquefois il

ne persiste du noyau que de petits amas chromatiques.

c) L'ÉVOLUTION DES BACTÉRIES

L'évolution des Bactéries dans les tubercules des Légumineuses n'est pas moins intéressante. Même dans les cas où le microorganisme montre une grande virulence et conserve sa forme initiale de bâtonnet, néanmoins il s'allonge légèrement.

En général la Bactérie après la pénétration dans les cellules hospitalières se multiplie d'abord, s'allonge, grossit, devient claviforme ou piriforme, ramifiée ou sphérolaire. Parfois les bâtonnets deviennent ramifiés en forme de Y ou de X ; c'est ce qu'on appelle des Bactéroïdes. Ces derniers, lorsqu'ils n'atteignent pas une longueur considérable peuvent s'arrondir en sphérules et se vacuoliser avant d'être digérés par la plante. Nous avons remarqué que les tubercules des plantes ligneuses renferment rarement de vraies formes bactéroïdes comme par exemple celles que nous avons rencontrées dans *Bauhinia* sp. et *Coronilla iberica*. L'évolution de la Bactérie en sphérules est plus fréquente. Mais le plus souvent le microorganisme conserve sa forme en bâtonnet en s'allongeant ou en se recourbant plus ou moins. Dans la zone de la base de certains tubercules les bâtonnets bactériens sont aussi bien digérés comme les sphérules et les Bactéroïdes. L'évolution des Bactéries dans une même cellule ne se fait pas simultanément et lorsque la digestion survient elle atteint les formes les plus évoluées, c'est pourquoi nous trouvons dans une même cellule des sphérules digérées à côté des bâtonnets chromatiques. On rencontre également des cellules où tous les microorganismes, quel que soit le stade où ils se trouvent, sont digérés en même temps. La dimension initiale de la Bactérie varie de $0,4\ \mu$ jusqu'à $1,5\ \mu$, avec l'évolution elle s'allonge et

mesure 4 à 5 μ . Les Bactéroïdes de *Bauhinia* peuvent atteindre jusqu'à 9 μ de longueur.

La disposition des Bactéries dans les différents tubercules d'un même pied n'est pas toujours la même. Dans un tubercule les cellules spéciales contiguës sans vacuole et pleines de microorganismes constituant une sorte de nappe de Bactéries, dans un autre les cellules spéciales hébergeaient très peu de Bactéries, dans un troisième le parasite formait à l'intérieur des cellules hospitalières une sorte de couronne entre la membrane cellulaire et la vacuole centrale, etc.

d) LE FILAMENT MUQUEUX

Nous l'avons observé dans presque tous les tubercules. Il est souvent très ramifié et se renfle au contact ou à l'approche du noyau. Les réactions de la cellule hospitalière liquéfient sa substance muqueuse et les Bactéries qu'il englobe sont libérées et commencent aussitôt à se multiplier. Au passage d'une cellule à l'autre les ramifications du filament muqueux écartent les membranes cellulaires, s'élargissent, puis s'effilent de nouveau pour pénétrer la deuxième cellule. Quelquefois les ramifications sont en grande quantité non seulement dans la zone où commence l'infestation, mais dans toutes les cellules spéciales de la médulle. Ceci nous montre qu'elles sont assez résistantes aux réactions de la cellule ou qu'elles arrivent en telle quantité que cette dernière ne peut pas les liquéfier. Nous supposons que dans certains tubercules âgés il y a une seconde pénétration de filaments infestants. Ainsi dans des cellules de la zone basilaire où la Bactérie est presque complètement digérée, on voit arriver encore des filaments muqueux envahissant pour une seconde fois les cellules hospitalières qu'ils trouvent en grande partie déjà désorganisées, sans noyau et contenant seulement le résidu de la digestion du premier envahisseur. Dans les tuber-

cules d'*Arachis* et de *Cassia* il nous semble, que les Bactéries au moment de la pénétration sont enveloppées d'une quantité si minime de substance muqueuse qu'on ne peut presque pas l'apercevoir et qu'on voit tout simplement une file de Bactéries. Parfois le filament muqueux est très fin ($1,2 \mu$) et les Bactéries y sont disposées en ligne droite, ou si gros qu'il ressemble à une bande mesurant plus d'une dizaine de microns. Les renflements qui se forment à son extrémité peuvent être également plus ou moins grands. Comme M. P. A. Dangeard nous considérons que les zooglées filamenteuses existent dans le milieu ambiant où se trouvent les racines et nous ajoutons qu'après la pénétration dans les tissus hospitaliers, elle se ramifient abondamment grâce à la division de ses éléments bactériens et à leur sécrétion muqueuse.

e) LE VACUOME

Dans les jeunes cellules du sommet d'un tubercule les vacuoles sont petites, tandis que les cellules hypertrophiées possèdent souvent une grande vacuole centrale, dont le chromidium n'est pas dense en général et forme sous l'action de certains fixateurs de très légères précipitations. Par contre le contenu vacuolaire des cellules intermédiaires, des cellules de l'écorce et de l'endoderme est plus riche en chromidium qui précipite par les mêmes réactifs en endochromidies sphériques ou mamelonnées.

f) LE CYTOME

Après une fixation au Regaud suivie de coloration à l'hématoxyline ou à la safranine, les cytosomes se montrent comme de petits corpuscules sphériques ou légèrement allongés dans presque toutes les cellules d'un tubercule.

g) L'AMIDON

Les tubercules d'un grand nombre de plantes sont très riches en amidon, d'autres n'en possèdent qu'une petite quantité. Il se trouve localisé dans les cellules de l'écorce du tubercule, dans les cellules intermédiaires et même parfois dans les cellules spéciales. Les plastes des cellules du méristème au fur et à mesure que ces dernières entrent dans la zone d'infestation se transforment en amyloplastcs. Les grains d'amidon sont d'après les espèces des plantes plus ou moins gros, simples ou composés, mais presque toujours d'une forme arrondie. Dans la zone basilaire ils se trouvent en grande partie digérés et utilisés par la plante. Il y a une relation entre les cellules intermédiaires et la distribution des grains d'amidon. Là où les cellules intermédiaires font défaut ou sont peu nombreuses, ce sont les cellules spéciales qui possèdent une quantité de grains d'amidon en couches pariétales. Quelquefois il y a tellement d'amidon, surtout dans la zone moyenne de la médulle, qu'on peut dire que cette dernière ne renferme que des cellules intermédiaires avec beaucoup d'amidon et quelques Bactéries, ou que des cellules spéciales avec peu de Bactéries et beaucoup d'amidon. L'abondance d'amidon se traduit encore par la formation à côté de la médulle d'une sorte de poche constituée par des cellules parenchymateuses pleines d'amidon. Souvent tout l'amidon se trouvant dans un tubercule n'est pas utilisé.

C. — LA SYMBIOSE

Pour nous la symbiose dans le cas des tubercules radicaux des Légumineuses, existe entre la plante en général et le microorganisme, mais les cellules qui l'hébergent n'en profitent pas. Elles sont tout simplement le théâtre

de toutes les réactions qui vont permettre à la plante de tirer profit de la présence de la Bactérie dans certains de ses tissus. Nous voyons que les tubercules une fois formés n'ont pas la durée des racines ni celle des tubercules d'*Alnus* ou de *Myrica* qui ont une autre structure. Dans les tubercules des Légumineuses, lorsque la Bactérie est très virulente, elle finit par détruire leurs tissus, et lorsqu'elle est digérée par la plante, les cellules hospitalières, après avoir usé de leur pouvoir phagocytaire ne présentent plus une grande vitalité, leurs noyaux sont souvent détruits ou réduits à de simples vésicules achromatiques. Ces cellules sont donc également condamnées à périr après la digestion du microorganisme. Nous avons une preuve de leur faible vitalité dans le fait que, lors d'un nouvel envahissement des filaments muqueux, elles ne sont même plus capables de liquéfier la gaine muqueuse du filament.

L'équilibre dans la symbiose existe seulement dans les tout premiers stades du développement du parasite et du tubercule, lorsque la Bactérie fournit l'azote nécessaire à la plante et lorsque les Bactéries vivent au dépens de son hôte. Mais l'équilibre disparaît à partir du moment de la destruction des cellules hospitalières ou de la digestion du microorganisme. Il faut ajouter encore que l'équilibre symbiotique peut être rompu par l'action des agents extérieurs. Dans des conditions peu favorables au développement des tubercules (grande sécheresse ou humidité extrême) le microorganisme prend aussitôt le dessus sur les cellules hospitalières et les détruit. On peut se demander si la plante, en profitant de l'azote que la Bactérie fixe, rentre dans les dépenses qu'elle fait pour cette dernière. La réponse semble devoir être tout à fait affirmative dans le cas où la plante réussit à digérer la Bactérie.

D. — LA SYSTÉMATIQUE

En ce qui concerne la systématique de ces microorganismes nous sommes vraiment embarrassés. Il est difficile de les classer, surtout après avoir observé des différences très grandes dans les formes bactériennes non seulement d'une espèce de plantes à l'autre ou d'un tubercule à l'autre, mais jusque dans un même tubercule. Ces différences nous avons pu suffisamment les montrer au cours de notre exposé. Nous acceptons la systématique de M. P. A. DANGEARD qui fait des Bactéries des Légumineuses la tribu des *Hyphoïdae* avec le seul genre *Rhizobium*. Mais il nous est actuellement impossible de distinguer des espèces bien définies, bien que nous soyons persuadés qu'il existe au moins plusieurs variétés. En tout cas la Bactérie des Légumineuses se montre extrêmement polymorphe. JIMBO, dans ses recherches : « On the serological classification of the Root-nodule Bacteria of Leguminous Plants » arrive aux conclusions suivantes : « As for the fact that bacteria of serologically different kinds can exist in different root-nodules of the same plant individual... » « It is of no wonder, that two or more serological kinds of bacteria, which are together peculiar to a plant, can infect different parts of the root of a single individual of the plant causing root-nodule formations thereupon, when they are present together in the soil around the root, and consequently, two or more kinds of bacteria can be found in different nodules on the same plant individual. »

E. — IMPORTANCE DU RHIZOBIUM CHEZ LES LÉGUMINEUSES LIGNEUSES

Le fait qu'un grand nombre de Légumineuses ligneuses et exotiques se développent très bien dans nos régions

sans presque jamais former des tubercules sur leurs racines nous contraint à admettre que la symbiose avec le *Rhizobium* n'est pas aussi importante chez ces plantes que dans les cas des Papilionacées herbacées qui doivent rapidement assurer l'accumulation des réserves nécessaires à la formation de leurs graines riches en substances azotées.

F. — LES CHAMPIGNONS DES TUBERCULES

Nous avons remarqué très souvent la présence de filaments mycéliens dans les tubercules et d'après les organes de reproduction de ces hyphes, nous avons pu déterminer un *Pythium* et un *Ascorhiza Leguminosarum*. Le premier pénétrait jusque dans la médulle, le second restait plutôt dans les couches externes du manteau. Nous considérons ces deux champignons comme des parasites assez fréquents des tubercules radicaux des Légumineuses.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. ADAMETZ. — Les champignons infimes de la terre des champs. Thèse, Leipzig, 1886.
2. ARCANGELI. — Sopra i tubercoli radicali delle *Leguminose*. Atti [del. real. Accad. d. Lincei, 7, Fasc. 6, 223, 1891.
3. ATKINSON (G. F.). — Contributions to the biology of the organism causing leguminous tubercles. Bot. Gazette, 18, 1893.
4. ATWATER (W. O.). — On the assimilation of atmospheric nitrogen by plants. Rep. Brit. A. A. S. 685, 1884.
5. BARKER. — The Morphology and Develop. of the ascocarp in *Monascus*. Annals of Botany, XVII, 1903, p. 167-236.
6. BARTHEL. — Contribution à la recherche des causes de la formation des bactéroïdes chez les bactéries des *Légumineuses*.¹ Ann. Inst. Pasteur, 1921. Paris, p. 634-647.
7. BARY (A. de). — Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze. Leipzig, 1884.
8. — Recherches sur le développement de quelques champignons parasites. Ann. Sc. nat. Bot., 4^e série, t. XX, 1863, p. 17.
9. — Ueber die Fruchtenwicklung der *Ascomyceten*. Leipzig, 1863.
10. BEIJERINCK (M. W.). — Die Bacterien der *Papilionaceen*-knöllchen. Bot. Ztg., XLVI, 725... 1888.
11. — Künstliche Infektion von *Vicia faba* mit *Bacillus radicola*. Ernährungsbedingungen dieser Bacterie. Bot. Ztg., 48, 838, 1890.
12. BEIJERINCK (M. W.) und VAN DELDEN. — Ueber die Assimilation des freien Stickstoffs durch Bakterien. Centralbl. f. Bak. und Paras., p. 3-43, 1902, abt. 2,9.
13. BENECKE (F.). — Ueber die knöllchen an den *Leguminosen*-Wurzeln. Botanisches Centralblatt, t. XXIX, 1887.
14. BERNARD (Noël). — Conditions physiques de la tubérisation chez les végétaux. C. R. A. Sc., 27 oct. 1902.
15. — Etudes sur la Tubérisation. Thèse. Rev. Gén. de Bot., t. XIV, 1902.
16. — L'évolution dans la symbiose. Ann. des Sc. nat. Bot., série 9, t. 9, p. 153.
17. BERTHELOT. — Fixation de l'azote par la terre végétale nue ou avec le concours des *Légumineuses*. Compte rend. A. Sc., 108, p. 700, 1889.
18. — Nouvelles recherches sur la fixation de l'azote par les microbes. Compt. rend. A. Sc., 115, p. 569, 1892.

19. BILLWILLEV (J.). — Über Stickstoffassimilation einiger *Papilionaceen*, deren Bedeutung für die Landwirtschaft unter specieller Berücksichtigung schweizerischer Verhältnisse. Inaug. Disst. Bern., 1895.
20. BLACKMAN (V. H.) et FRASER (H. C. J.). — Fertilization in *Sphaerotheca*. Ann. of. Bot., t. 19, 1905.
21. BLACKMAN (V. H.) et WELSFORD (E. J.). — The development of the perithecium of *Polystigma rubrum* D. C. Ann. of. Bot., t. 26, 1912.
22. BÖHME (K.). — Stickstoff-ernährung der *Leguminosen*. Separat., 1892., Dresden.
23. BOLLEY (H. B.). — Notes on root tubercles of indigenous and exotic Legumes in virgin soil of Northwest. Ag. Science, 7, p. 58, 1893.
24. BORZI (A.). — Studii sulla sessualita degli *Ascomycete*. N. Giorn. Bot. Ital., vol. X, 1878.
25. BOTTOMLEY. — The Cross-inoculation of the Nodule-forming Bacteria from Leguminous and Non-leguminous Plants. Report Brit. Assoc., 1907.
26. BOUSINGAULT (J. B.). — Recherches chimiques sur la végétation entreprises dans le but d'examiner si les plantes prennent de l'azote de l'atmosphère. Compt. rend. A. S., 6, p. 102, 1838 ; 7, p. 138, 1838.
27. BREAL (E.). — Observations sur la fixation de l'azote atmosphérique par les *Légumineuses* dont les racines portent des nodosités. Compt. rend. A. S., 107, p. 372, 1888. et 109, p. 670, 1889 ; 110, p. 670, 1890.
28. BROWN (W. H.). — The development of *Pyronema confluens* var *inigneum*. Am. Journ. of. Bot., t. 2, 1915.
29. BRUNCHORST (J.). — Ueber einige Wurzelanschwellungen, besonders diejenigen von *Alnus* und den *Elacagnaceen*. Unters. a. d. bot. Inst. zu Tübingen, II, 1886.
30. — Ueber die knöllchen anden *Leguminosen* Wurzeln. Berichte der deutschen bot. Ges., t. III, p. 241, 1885.
31. BUHLERT (H.). — Untersuchungen über die Arteinheit der Knöllchenbakterien der *Leguminosen* und über die landwirtschaftliche Bedeutung dieser Frage. Habilitationsschr. Halle, 1902. Centralbl. Bact. Iéna, abt. 2. und 9, 1902.
32. BURGEFF. — Die Wurzelpilze der *Orchideen*. Iéna, Fuscher, 1909.
33. BURRILL THOMAS (J.), HANSEN ROY. — Is symbiosis possible between legume bacteria and non legume plants ? (Urbana Illinois, 1917 ; Bull., 202, p. 123).
34. BUSCALIONI et MATTIROLO. — 'Si contengono bacteri nei' Tubercoli radicali delle *Leguminose* ? Malpighia, t. I, 1887.
35. BUTLER (E. J.). — An account of the genus *Pythium* and some *Chytridiaceae*. Mem. Dep. Agric. India. Bot. Ser. 1, N. 5, p. 1-160, pl. 1-10, 1907.
36. CANDOLLE (A. P. de). — Prodomus, t. II. Mémoire sur les *Légumineuses*, 1825.
37. CAPPELLETTI (C.). — Itubercoli radicali delle *Leguminose* considerati nei

- loro rapporti immunitari e morfologici. Ann. di Bot. dei prof. Pirota, vol. XVII, fasc. 5. Roma, 1928.
38. CEILLIER (R.). — Recherches sur les Facteurs de la Répartition et sur le rôle des Mycorhizes. (Thèse, Paris, Jouve, 1912, p. 1 à 256).
39. CHEVALIER (Aug.). — Sur la Mycocécidie du Gynophore de l'Arachide C. R. A. S., t. 191, p. 222, séance du 28 juillet 1930. Paris.
40. CHODAT. — Le noyau cellulaire dans quelques cas de parasitisme ou de symbiose intracellulaire. Paris, 1900.
41. CLAUSSEN (P.). — Zur Entwicklungs geschichte des *Ascomyceten*. Bot. Zeit., 1905.
42. CLOS (D.). — Du collet dans les plantes et de la nature de quelques tubercules. Annales des Sc. Nat. Bot., 3^e série, t. XIII, 1850.
43. — Revision des tubercules des plantes et des tuberculoïdes des *Legumineuses*. Mém. de l'Acad. d. Toulouse, 9 sér., 5, 1, 1893.
44. COHN (F.). — Zur Geschichte der Leguminosenknöllchen. Centralb. f. Bakt. u. Par-kunde, 10, N. 6, p. 190, 1891.
45. CONN (H. W.). — Nature of the root tubercles of leguminous plants. U. S. Ex. Sta. Rec., 2, p. 686. 1890 and 1891, and 3, p. 56, 1891, and 1892.
46. CORNU (M.). — Etudes sur le *Phylloxera vastatrix*. Mémoires de l'Académie des Sciences, t. XXVI, 1878.
47. COWDRY. — The Independence of Mitochondria and the *Bacillus radicola* in Root nodules. The Amer. journal. of. Anatomy, vol. 31, N. 4, mars 1923.
48. DANGEARD (P.-A.). — Du rôle de l'Histologie dans la classification des spores chez les Champignons. Le Botaniste, série V, 1897, p. 314-317.
49. — La sexualité dans le genre *Monascus* (Le Botaniste, série IX, 1903, p. 28-30.
50. — La reproduction sexuelle des champignons. Etude critique. Le Botaniste, série, VII, 1900, p. 89-130.
51. — La reproduction sexuelle des *Ascomycètes*. (Le Botaniste, série IV, 1894, p. 21-58.
52. — La reproduction sexuelle dans le *Sphaerotheca castagnei*. Le Botaniste, série V, 1896, p. 27-31.
53. — La structure des *Vaucheria* dans ses rapports avec la terminologie nouvelle des éléments cellulaires. La cellule, vol. XXXV, volume jubilaire, v. Grégoire.
54. — Les Ancêtres des Champignons supérieurs. Le Botaniste, série IX, 1903.
55. — Note sur les Mycorhizes endotrophiques. Le Botaniste, série II, 1891, p. 223.
56. DANGEARD (P.-A.) et ARMAND (L.). — Observations de Biologie cellulaire. (Mycorhizes d'*Ophrys aranifera*). Revue mycologique, 1898, p. 13-18.
57. — Observations de Biologie cellulaire. Le Botaniste, série V, 1897, p. 289-313.

58. DANGEARD (P.-A.). — Plastidome, vacuome et sphérome dans *Selaginella kraussiana*. C. R. A. S., t. 170, 1920, p. 301.
59. — Recherches sur la reproduction sexuelle des Champignons. Le Botaniste, série III, 1894, p. 221.
60. — Recherches sur les Organismes inférieurs. Thèse, Paris, 1886.
61. — La reproduction sexuelle chez les *Ascomycètes*. C. R. A. S., mai 1894, p. 1065.
62. — Recherches sur le développement du périthèce chez les *Ascomycètes*. Le Botaniste, série X, 1907, p. 1-385).
63. — Recherches sur les Tubercules radicaux des *Légumineuses*. Le Botaniste, série XVI, janvier 1926.
64. — Second mémoire sur la reproduction sexuelle des *Ascomycètes*. Le Botaniste, série V, 1897, p. 245-284.
65. — Sur la distinction du chondriome des auteurs en vacuome, plastidome et sphérome. Comptes rend. des Sc. de l'Acad. des Sc., t. 169, 1919, p. 1005.
66. — Théorie de la sexualité. Le Botaniste, série VI, 1899, p. 263-290.
67. — Mémoire sur la terminologie des éléments cellulaires et son application à l'étude des champignons. Le Botaniste, série XXII, fasc. VI, 1931, p. 325-490, pl. IX-XVIII.
68. DANGEARD (P.-A.) et LECHTOVA-TRNKA (M^{me} M.). — Sur les phénomènes de symbiose chez le *Myrica Gale*. Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences, t. 188, p. 1584, 17 juin 1929.
69. DANGEARD (Pierre). — Recherches de biologie cellulaire (Evolution du système vacuolaire chez les végétaux). Le Botaniste, série XV, juin 1923.
70. DALÉCHAMP (Jacques). — Histoire générale des plantes, trad. J. des Moulin s(Lyon, 1615).
71. DAWSON (M.). — On the Economic Importance of Nitragin. Ann. Bot., 15, 511, 1901.
72. — Further observations on the Nature and Functions of the Nodules of Leguminous Plants. Philosoph. Trans. Roy. Soc., vol. 193, série B, London, 1890).
73. — Nitragin and the nodules of Leguminous plants. Phil. Trans. of the Roy. Soc. of London, vol. 192, série B, 1900, p. 1-28.
74. DEHERAIN (P. P.) et DEMOUSSY (E.). — Inoculation des sols destinés à porter les *Légumineuses*. Nature. Paris, 1902.
75. DELPINO. — Osservazioni sopra batteriocecidii sorgente l'azote in una piante. *Galega officinalis*. Malpighia, 2, p. 385, 1888.
76. DEVAUX. — Atmosphère interne des tubercules et racines tuberculeuses. Bull. d. Soc. Bot. d. France, 37, p. 272, 1890.
77. DOULIOT et VAN TIEGHEM. — Origine, structure et nature morphologique des tubercules radicaux des *Légumineuses*. Bull. Soc. bot. de France, t. XXXV, 1^{er} mai 1888.
78. DROBNIG. — Beitrage zur kenntniss der Wurzelknöllen. Inaug. Diss., 1892. Röstock.

79. DUESBERG. — Chondriosomes et Bactéries dans les nodosités radicales des *Légumineuses*. Compte rendu de l'Assoc. des Anatomistes. Lyon, mars 1923).
80. DUFRENOY (M. J.). — Les modifications pathologiques de la structure des cellules végétales. Annale sde l'Institut national Agronomique, 2^e série, t. XXII, 39^e vol. de la collect. Paris, 1930, p. 1-104.
81. EFTIMIU (P.) et KHARBUSH (M. S. S.). — Le développement des périthèces et le phénomène de la réduction chromatique chez les *Erysiphacées*. Le Botaniste, série XX, 1928.
82. EIDAM. — Zur Kenntniss der Entwicklung bei den *Ascomyceten*. Beiträge zur Biologie der Pflanz., vol. III, 1883.
83. ERICKSSON. — Studier öfver Leguminosernas rotknölar. Lund. 1874 et Résumé dans Botan. Zeitung, t. XXXII, 1874.
84. FARLOW. — Tubercles on Leguminous Roots. Garden and Forest, I, p. 135, 1888.
85. FÉHER (D.) u. BOKOR (R.). — Untersuchungen über die bakterielle Wurzelsymbiose einiger Leguminosenhölzer. « Planta », 1926. Bot. Centr., Bd., 151, p. 446.
86. FISCH (C.). — Beiträge zur Entwicklungs-geschichte einiger *Ascomyceten* Bot. Zeit., t. 40, 1882.
87. FISCHER (A.). — *Phycomycètes* in Rabenh-orst's Kryptogamen Flora. 2^e Auflage Band, I, 1892.
88. FITZPATRICK. — The Lower Fungi *Phycomycètes*. New-York, 1930.
89. FRANK (B.). — Ueber die Parasiten in den Wurzelan. der *Papilionaceen*. Bot. zeitsch., t. 37, 1879.
90. FRANK. — Ueber die physiologische Bedeutung der Mycorrhiza. Ber. d. D. Bot. Ges., t. 6, 1888, p. 248.
91. — Ueber die Pilzsymbiose der *Leguminosen*. Ber. d. D. Bot. Ges. Bd., 7, 1889, p. 332-346.
92. — Ueber die auf Verdauung von Pilzen abzielende symbiose der mit endotrophen Mykorrhizen begabten Pflanzen sowie der Leguminosen und Erlen. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. IX, 1891, p. 244.
93. FRASER. — Further contribution to the cytology of the *Ascomycetes*. Ann. of. Bot. 1908.
94. FREDREUEL (Jones) and TISDALE (W. B.). — Effect of soil temperature upon the Development of nodules on the roots of certain Legume. Journ. of agricul. Rescarch, vol. 22, 1921, p. 17.
95. GALLAUD (M. Is). — Etudes sur les Mycorrhizes endotrophes. Thèse. Lille, 1904. Rev. gén. de Bot., t. XVII, 1905, p. 487.
96. GASPARRINI (G.). — Osservazioni sulla struttura dei tubercoli spongiolari di alcune piante leguminose. Lette all'Ac. di Napoli, 1851.
97. GAVAUDAN (Pierre). — Recherches sur la cellule des *Hépatiques*. Le Botaniste, série XXII, 1930, p. 105-294.
98. GERRETSEN (F. C.), GRYSN (A.), SACK (J.), und SÖHNGEN (N. L.). — Das Vorkommen eine Bakteriophagen in den Wurzelknölchen der *Leguminosen*. Centralbl. f. Bakt., LX, 14-17, p. 311, 316, 1923.

99. GONNERMANN (M.). — Die Bakterien inden Wurzelknöllchen der *Leguminosen*. Landw. Jahrb., 23, 649, 1894.
100. GUILLIERMOND (A.). — Sur le nombre des chromozomes chez les *Ascomycètes*. C. R. de la Soc. de Biologie, 1905.
101. — Contribution à l'étude cytologique des *Ascomycètes* (C. R. Ac. Sc., 1903.
102. — Mitochondries et Symbiotes. Compte R. Soc. de Biol., t. 82, 1919, p. 309.
103. — Aperçu sur l'évolution nucléaire des *Ascomycètes*. Rev. Gén. Bot., t. XXIII, 1911.
104. — Contribution à l'étude de la formation des Asques et de l'épiplasme des *Ascomycètes*. Rev. gén. Bot., t. XVI, 1904.
105. HARPER (R. A.). — Ueber das Verhalten der Kerne bei der Frucht einiger Ascomyceten. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXIX, Heft 4, 1896.
106. — Die Entwicklung des Perithecium bei *Sphaerotheca castagnei*. Ber. d. D. bot. Ges., t. 13, 1895.
107. — Sexual Reproduction in *Pyronema confluens*. Ann. of Bot., vol. XIV, 1900, p. 327.
108. HARRISON and BARLOW. — The Nodule-organism of the *Leguminosae*. Proc. Roy. Soc. of Canada, 1906. Centr. f. Bakt, 2 Abt., Bd XIX, 1907, p. 264.
109. HARTIG (R.). — Die pflanzliche Wurzel-parasiten. Allg. Forst. u. Jagdztg. April 118, 1888.
110. HELLRIEGEL. — Unters. über d. stickstoffnahrung. Landw. Vers.-stat. Bd. XXXIII, 1886.
111. HELLRIEGEL (H.) und WILFARTH (H.). — Erfolgt die Assimilation des freien stickstoffs durch die *Leguminosen* unter Mitwirkung niederer Organismen. Deut. Bot. Ges. Jahrgang. Bd. VII, H. 3, 1889.
112. — Untersuchungen über die stickstoffnahrung der *Gramineen* und *Leguminosen*. Berlin, 1888.
113. HENDERSON (George). — Leguminous plants recommended by Virgil to restore exhausted soil. London, Proc. Linn. Soc., 115, 1903.
114. HESSE (R.). — Über *Pythium debaryanum*, ein endophytischer Schmarotzer. Halle. Inaugr. Dissert., 1874.
115. HILTNER (L.). — Ueber die Ursachen, welche die Grösse, Zahl, Stellung und Wirkung der Wurzel-knöllchen der *Leguminosen* bedingen. Arb. Biol. Abth. f. Land. u. Forstw. Heft 2, 1901.
116. HOCQUETTE (M.). — L'Evolution du noyau dans les cellules bactéri-fères des nodosités d'*Ornithopus perpusillus* pendant les phénomènes d'infection et de digestion intracellulaire. C. R. Ac. Sc., t. 191, p. 1363 du 22 déc. 1930.
117. JIMBO (Tadao). — On the Budding of Nucleoli in the Root-Nodule of *Wistaria*. Bot. Magazine, vol. XLI, N. 489. Toxyo, 1927.
118. — On the serological classification of the Root-Nodule Bacteria of Leguminous Plants. The bot. magaz., vol. XLIV, n. 519. Tokyo. March, 1930.

119. KELLER. — Die Wurzelknöllchen der *Leguminosen*. Biol. Centralbl., 9, p. 97, 1889.
120. KIONKA (H.). — Die Wurzelknöllchen der *Leguminosen*. Biol. Centralbl., 11, p. 282, 1891.
121. KIRCHNER (O.). — Die Würzleknöllchen der Sojabohne. Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen, v. 7, 1895, p. 213-229.
122. KLEBAHN (H.). — Die neuesten Untersuchungen über die Wurzelknöllchen. Humboldt, 148, 1890.
123. KLIMMER (M.) und KRUGER (R.). — Sind die bei den verschiedenen Leguminosen gefundenen knöllchenbakterien artverschieden ? (Centralbl. f. Bakt. 2. Abt. Bd. 40, 1914, p. 256.
124. KLIMMER (M.). — Zur Artverschiedenheit der Leguminosen-knöllchenbakterien, festgestellt auf Grund serologischer Untersuchungen. Centralbl. f. Bakt., 2 Abt. Bd. 55, 1922, p. 281.
125. KNY. — Ueber die Wurzelanschwellung des *Leguminosen*. Sitz. des bot. vereins des Provinz Brandenburg, 1877.
126. — Ueber die Wurzelanschwellungen der *Leguminosen* und ihre Provinz Erzeugung durch Einfluss von Parasiten. Vereins der Brandenburg, 21, p. 55, 1879.
127. KOCH (A.). — Zur Kenntniss der Fäden in den Wurzelknöllchen der *Leguminoseen*. Ber. d. deut. Bot. Ges., 5, p. 111, 1887, und in Bot. Ztg., 48, p. 597, 1890.
128. KONSULOFF (St.). — Untersuchungen über die Rotatorien parasiten. Archiv. f. Protistenk., 360, 1916.
129. KOSSOWITSCH (P.). — Durch welche Organe nehmen die *Leguminosen* den freien Stickstoff auf. Bot. Ztg., 50..., 1892.
130. LACHMANN (J.). — Knollen an den Wurzeln der *Leguminosen*. Chem. Centralbl. N. 18, 1892.
131. LAURENT (E.). — Expériences sur la production des nodosités chez le pois à la suite d'inoculations. Bull. d. l'Acad. Roy. de Belgique. Sér. 3, 1, N. 6, p. 764, 1890.
132. — Sur le microbe des nodosités des *Légumineuses*. C. R. A. S., p. 754, 1890, vol. 2.
133. — Recherches sur les nodosités radicales des *Légumineuses*. Ann. Inst. Pasteur, t. 5, 1891, p. 105.
134. LAURENT et SCHLÆSING, fils. — Sur la fixation de l'azote gazeux par les *Légumineuses*. C. R. A. Sc., 1890, t. III, p. 750-754.
135. LAWES and GILBERT. — Experiments on root tubercles and the fixation of atmospheric nitrogen. Abth. f. Ag. Chem. u. Landw. Ver. d. Ges. deut. Naturf. u. Aerzte. Halle Sept. 1891.
136. — Sources of nitrogen in leguminous plants. Jour. Rev. Ag. Soc., 3 sér., 2, 657, 1892.
137. LECHTOVA-TRNKA (M^{me} M.). — Sur la présence d'un *Ascomycète* dans un tubercule d'*Astragalus alopecuroides* L. Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences, t. 192, p. 497, 23 février 1931.
138. LECOMTE. — Les tubercules radicaux de l'Arachide (*Arachis hygo-paea*) L. Beihefte Bot. Centralbl, 65, 56, 1896.

139. LIEBSCHER. — « Assimilation of nitrogen by leguminous and non leguminous plants ». Deut. landw. Presse, n. 104, 1080, 1892.
140. LOHNIS (F.). — Nodule Bacteria of Leguminous Plants. Journal of Agricul. Research, 20, 1921.
141. LONAY (A.). — La question de l'azote et culture des *Légumineuses*. Nivelles, 1889.
142. LUMIÈRE (Auguste). — Le Mythe des Symbiotes. Paris, 1919.
143. LUNDSTRÖM. — Ueber Mycodomatien inden Wurzeln der *Papilionaceen*. Bot. Centralbl., t. XXXIII, 1888.
144. MAC DOUGAL (D. T.). — Titles of literature concerning the fixation of free nitrogen by plants. Minnesota Botanical Studies. Bul. 9, Part. IV, sept. 1894.
145. — Symbiotic saprophytism. Ann. of Botany, XIII, 1899.
146. MAIRE (René). — Remarques sur la cytologie de quelques *Ascomycètes*. Soc. Biol., 1904.
147. MAIRE et TISON. — Nouvelles recherches sur les *Plasmodiophoracées*. Ann. Mycologici, vol. IX, 3, 1911.
148. MALPIGHI. — Anatome plantarum de Gallis. Opera, t. I, 1687.
149. MANGIN (L.). — Observations anatomiques sur les Mycorhizes. Cinquantenaire de la Soc. de Biol., vol. jubil., 1899.
150. MARSHALL WARD (H.). — Symbiosis. Ann. of. Botany, vol. XIII, N° LII, 1899.
151. — On the Tubercular swellings on the Roots of *Vicia Faba*. Philos. Transact, 178, 1887.
152. MATTEI. — Ancora sull'origine della *Vicia Faba*. Bacteriocecidii. Bologna, 1887.
153. MATTIROLLO (O.). — Si contengono bacterie nei tubercoli radicali delle *Leguminose*. Malpighia, 1 : Fasc. 10, 464, 11, 536, 1887.
154. MAZÉ. — Le microbe des nodosités des *Légumineuses*. Ann. Inst. Pasteur, XII, p. 1, 1898.
155. — Fixation de l'azote libre par le Bacille des nodosités des *Légumineuses*. Ann. de l'Inst. Pasteur, t. XI, 1897, p. 44.
156. MICHEL-DURAND (M. E.). — Recherches physiologiques sur les composés tanniques. Rev. génér. de Bot., 1929.
157. MILODIVOV. — Ein neuer Leguminosenknöllchenmikrob (*Bacterium radicicola* forma *Carmichaeliana*). Centr. für Bact. Parasit. und Infekt. Bd. 73, 1928. Leipzig.
158. — Bactéries des tubercules radicaux de certaines *Légumineuses*. Publicat. d. l. Fac. des Sc. de l'Univ. Charles à Prague, N. 49, 1925.
159. — Recherches sur les Tubercules du Lupin. Revue génér. de Bot., 40, 1928.
160. MIRANDE (Marcel). — Sur la phytostérine des écailles des bulbes dans les espèces du genre *Lilium*. C. R. A. S., t. 180, 8 juin 1925, p. 1768.
161. MOLLER (H.). — Beiträge zur kenntnis der *Frankia subtilis*. Bericht der Deut. Bot. Ges. Bd VIII, 1889.

162. — Über die Knöllchen an den Leguminosenwurzeln. Ber. d. deut. Bot. Ges., 1885.
163. MOLLIARD (M.). — Hypertrophie pathologique des cellules végétales. Rev. génér. de Bot., 15, II, 1897.
164. MOORE (G. T.). — Increasing the virulence of the tubercle forming bacteria in the *Leguminosae*. Paper read at Meeting of Naturalists, 1902-1903.
165. — Bacteria and the nitrogen problem. Learn of Depart. of Agricult., 1902 and soil inoculation for Legumes. Gouv. printing office Washington, 1905.
166. MOREAU FERNAND (M. et M^{me}). — Le développement du périthèce chez quelques *Ascomycètes*. Revue génér. de Botanique, t. XLII, N. 494, 1930.
167. MULLER (A.), u. STAPP (C.). — Beiträge zur Biologie der Leguminosenknöllchenbakterien mit besonderer Berücksichtigung ihrer Artverschiedenheit. Art. Biol. Reichs. « Rec. Bot. Centralbl. Bd 151, 1926.
168. NAGELI (C.). — Sur des champignons vivant dans l'intérieur des cellules végétales. Traduit du Linnaea, 1842, p. 278 ; in Ann. Sc. nat., 2^e s., t. XIX, p. 86, 1843.
169. NAUDIN (Ch.). — Nouvelles recherches sur les tubercules des *Légumineuses*, Compt. Rend. A. Sc., t. 123, vol. 2, p. 666, 1896.
170. NEUMANN (P.). — Die Bakterien der Wurzelknöllchen der *Leguminosen*. Landw. Veri-Stat. 56 (2-3), 187, 1901.
171. NOBBE (F.). — Ueber einige neuere Beobachtungen betreffend die Bodenimpfung mit reinculturen knöllchenbakterien zur *Leguminosen*. Cultur. Bot. Centralbl., 78, 171, 1896.
172. — Ueber die Stickstoffernährung der *Leguminosen*. Verhandl. d. Ges. Deut. Naturf. und Aerzte. Versamlz. Bremen, 2, 551, 1890.
173. NOBBE (F.), und HILTNER (L.). — Ueber die Dauer der anpassungsfähigkeit der knöllchenbakterien an bestimmte *Leguminosen* Gattungen. Beihefte Bot. Centralbl., 75, 64, 1896.
174. — « The interchange between leguminous plants and the bacteria causing root tubercles » Sächss. Landw. Zeitschr., 165, 1893.
175. PASSERINI (N.). — Sui tubercoli radicli della *Medicago sativa*. L. Firenze. Bull. Soc. bot. Ital., 1901.
176. PEIRCE (G. J.). — The Root-tubercles of Bur Clover (*Medicago denticulata* Willd) and of some other leguminous plants. Proc. of. Califor. Acad. Sc. I (Ser. III, N. 2), p. 295, 1902.
177. PEYRONEL (Beniamino). — Prime ricerche sulle micorize endotrofiche e sulla micoflora radicolare normale delle fanerogame. Rivista di Biologia, vol. V, fasc. IV, vol. VI, fasc. I. Roma, 1924.
178. PICHI. — Alcune osservazioni sui Tubercoli radicali delle *Leguminose* Atti della Societa Toscana di scienze naturali, 1888.
179. PIROTTA. — Per la storia dei batteroidi delle *Leguminose*. Malpighia, 2 année, 1888, fasc. IV.

180. PORTIER (Paul). — Recherches sur les symbiotes. C. R. A. S., t. 165, p. 196, 3 juillet 1917.
181. PRAZMOWSKI. — Ueber die Wurzelknöllchen der *Leguminosen*. Bot. Cent., 36, 1888.
182. PRILLIEUX. — Sur la nature et la cause de la formation des tubercules, qui naissent sur les racines des *Légumineuses*. Bull. Soc. Bot. de France, t. 26, p. 98, 1879.
183. — Anciennes observations sur les tubercules des racines des *Légumineuses*. Compt. rend., 111, 926, 1890 et Bull. Soc. Bot. de France, 13, N. 1, 1891.
184. ROSSI (Gino de). — Studi sul microorganismo produttore d. tuber. d. *Leguminose*. Ann. di Botanica, 1909, vol. VII, p. 653-669.
185. SCHINDLER. — Zur kenntniss der Wurzelknöllchen der *Papilionaceen*. Bot. Centralbl., t. XVIII, 1884.
186. — Ueber die Bedeutung dersog. Wurzelknöllchen bei den *Papilionaceen*. Journal für Landwirthschaft, 33 année. Berlin, 1885.
187. SCHLÖSING et LAURENT. — Sur la fixation de l'azote gazeux par les *Légumineuses*. Compt. rend., 111, 115, 1892.
188. SCHMITTER (A.). — Die Impfung des Lehmbodens zu *Lupinen* mit bakterienreicher Erde. Inaug. Diss. Heidelberg, 1893.
189. SCHNEIDER (Albert). — The Phenomena of symbiosis. Minnesota Botanical Studies. Bull. N. 9, Parts X and XI. May., 31, 1897, p. 923-948.
190. — Morphology of the root tubercles of the *Leguminosae*. Am. Naturalist, 27, 1893.
191. — Contributions to the Biology of *Rhizobia*, III, Notes on the Winter and Early Spring Conditions of Leguminous Root Tubercles. Bot. Gaz, 35, 1903.
192. — Outline of the history of leguminous root nodules and rhizobia with titles of literature concerning the fixation of free nitrogen by plants, (Minnesota Bot. Studies. Third Serie Part II, 1903. Minneapolis, Minn.
193. SEIGNETTE (A.). — Recherches anatomiques et physiologiques sur les Tubercules. Thèse Paris, 1889.
194. SHIBATA. — Cytologische studien über die endotrophen Mykorrhizen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd XXXVII, 1902.
195. SIMON. — Ueber den Verwand d. Legum. Wurzel. bact. Centr. f. Bact. 2 abt., 41, p. 470-479.
196. SORAUER. — Zusammenstellung der neueren Arbeiten über die Wurzelknöllchen und deren als Bakterien angesprochene Inhaltskörperchen. Bot. Centralbl., t. XXXI, 1887.
197. STEFAN (J.). — Studien zur Frage der Leguminosenknöllchen. Centralbl. f. Bakt. Abt., II, Bd. 16, 1906, p. 131-149.
198. STUTZER. — Neuere Arbeiten über die Knöllchenbakterien der *Leguminosen* und die Fixirung des freien stickstoffs durch die Thätigkeit von Microorganismen. Centralbl. f. Bakt. und Parasitenk., II, Abteil, Bd. I, N. 1, 68-74.

199. TERBY (J.). — Etude cytologique sur les nodosités radicales des *Légumineuses*. Acad. Roy. de Belgique. Cl. Sc. Mém., t. VIII, fasc. 8, p. 1-34, 1925. Bruxelles.
200. THORNTON (H. G.). — The Early Development of the Root Nodule of Lucerne (*Medicago sativa* L.) Annals of Botany, vol. XLIV, No CLXXIV. London, April 1930.
201. TRÉVIRANUS. — Ueber die Neigung der Hülsengewächse zu unterirdischer Knollenbildung. Bot. Zeitung, t. XI, 1853.
202. TSCHIRCH (A.). — Beiträge zur Kenntniss der Wurzelknöllchen der *Leguminosen*. Ber. d. d. bot. Ges. Bd 5, 1887, p. 58-98.
203. VINES (S. H.). — On the relation between the formation of tubercles on the roots of *Leguminosae* and the presence of nitrogen in the soil. Ann. Bot., 2, 386, 1888-1889.
204. VOGEL (J.) und ZIPFEL. — Beiträge zur Frage der Verwandtschaftsverhältnisse der Leguminosenknöllchenbakterien und deren Artbestimmung mittels serologischer Untersuchungsmethoden (Centralbl. f. Bakt. etc. 2 abt. Bd. 54, 1921, S. 13.
205. VRIES (de). — Wachsthumsgeschichte des rothen Klees. Landw. Jahrbücher. Berlin, t. VI, 1877.
206. VUILLEMIN (Paul). — Hyphoïdes et Bactéroïdes. C. R. A. S., t. CXI, p. 52, 1905.
207. — Les Tubercules radicaux des *Légumineuses*. Ann. de la Science agronom. française et étrangère, t. I, 1888, Nancy.
208. WAGNER, (P.). — Ist es wahr das der weisse seuf den freien Stickstoff der atmosphärischen Luft aufnimmt und nach Art der *Leguminosen* Stickstoffbereichenden wirkt? Deut. Landw. Presse, 20, 901, 1893.
209. WARD. (M). — On the tubercular swellings on the roots of *Vicia faba*. Phil Trans. Roy. Soc., 178, 139, 1887, London.
210. — On the tubercles of leguminous plants with special reference to the pea and bean. Proc. Roy. Soc., 46, 431, 1889.
211. WENDEL (E.). — Zur physiologischen Anatomie der Wurzelknöllchen einiger *Leguminosen*. « Beitr. z. Allgem. Botan. », I, 1917.
212. WHITING (L.). — A bioch. Study of Nitrog. in certain Legumes. The University of Minnesota. Exp. stat. Bulletin, 138, 1914, p. 487.
213. WIGAND (A.). — Bakterien innerhalb der geschlossenen Gewebe der knollenartigen Anschwellungen der Papilionaceenwurzel. Bot. Heft. Forsch. aus dem bot. Garten zu Marburg, 1887.
214. WINOGRADSKY. — Recherches sur les organismes de la nitrification Ann. Inst. Pasteur. N. 4, 5, 12, 1890; N. 2, 9, 1891.
215. — Contributions à la morphologie des Organismes de la nitrification. Arch. d. Sc. Biol., St.-Petersb., 87, 1892.
216. WINTER. — Die Pilze II abt. *Ascomyceten* (in Rabenhorst Kryptogamen Flora). Leipzig, 1887, p. 30.
217. WORONINE (M.). — Observations sur certaines excroissances que pré-

sentent les racines de l'aune et du lupin des jardins (Annales des Sc. Nat. Bot., 5^e Série, V 7. Paris, 1867, p. 73-86, pl. VI.

218. ZIPPEL (H.). — Beiträge zur Morphologie und Biologie der knöllchenbakterien der *Leguminosen*. Centralbl. f. Bact., 2-VIII-1912, t. 32, S. 97.

PLANCHES HORS TEXTE

PLANCHE XXIV

Albizzia species.

- Fig. 1. — Cellule spéciale volumineuse, à noyau hypertrophié et à structure réticulée.
Bactéries à différents stades de leur évolution. Quelques sphérules vacuolisées.
Fig. 2. — Cellule intermédiaire avec quelques grains d'amidon (a) et des cytosomes (c).
Fig. 3. — Cellule spéciale dont la masse bactérienne est sillonnée de travées incolores d'apparence vacuolaire.
Fig. 4. — Filament muqueux à deux rangées de Bactéries dans de jeunes cellules du sommet du tubercule.
Fig. 5. — Cellule spéciale hypertrophiée et d'une forme très particulière.

Albizzia Lebbek Benth.

- Fig. 6. — Petits tubercules terminaux.
Fig. 7. — Cellule hospitalière dont les Bactéries sont en grande partie digérées.
Fig. 8. — Cellules ligneuses possédant quelques Bactéries.

Acacia Bynoeana Benth.

- Fig. 9. — Jeunes cellules dont le noyau est entouré de Bactéries.
Fig. 10. — Cellule spéciale de la zone basilaire contenant quelques Bactéries non encore digérées en forme de virgules, de bâtonnets recourbés, etc.
Fig. 11. — Deux cellules spéciales de la zone moyenne, à vacuole centrale.
Fig. 12. — Groupes de Bactéries dans de jeunes cellules dont l'enveloppe muqueuse est résorbée ; les microorganismes ne sont pas encore dispersés.
Fig. 13. — Bactéries avec un point très chromatique à l'une de leurs extrémités.
Fig. 14 et fig. 15. — Noyaux hypertrophiés avec bourgeonnement sur leurs nucléoles et Bactéries.
Fig. 16. — Noyau avec nucléole dont le bourgeonnement a pris la forme d'un entonnoir microscopique.
Fig. 17. — Cellule spéciale sans vacuole ; noyau très hypertrophié envahi par quelques Bactéries.
Fig. 18. — Cellule spéciale avec noyau dont le nucléole par une action mécanique se trouve à l'extérieur de la membrane nucléaire.

Acacia lineata A. Cunn.

- Fig. 19. — Cellule spéciale dont les Bactéries sont disposées par petits groupes.

Acacia Melanoxylon R. Br.

- Fig. 20 et 21. — Cellules jeunes du sommet du tubercule où le filament muqueux pénètre et envoie ses fines ramifications. Les Bactéries y sont très nettes.

Acacia dealbata Lk.

- Fig. 22. — Cellule spéciale dont il ne reste des Bactéries qu'une masse amorphe. Dans les espaces intercellulaires les Bactéries sont très chromatiques.

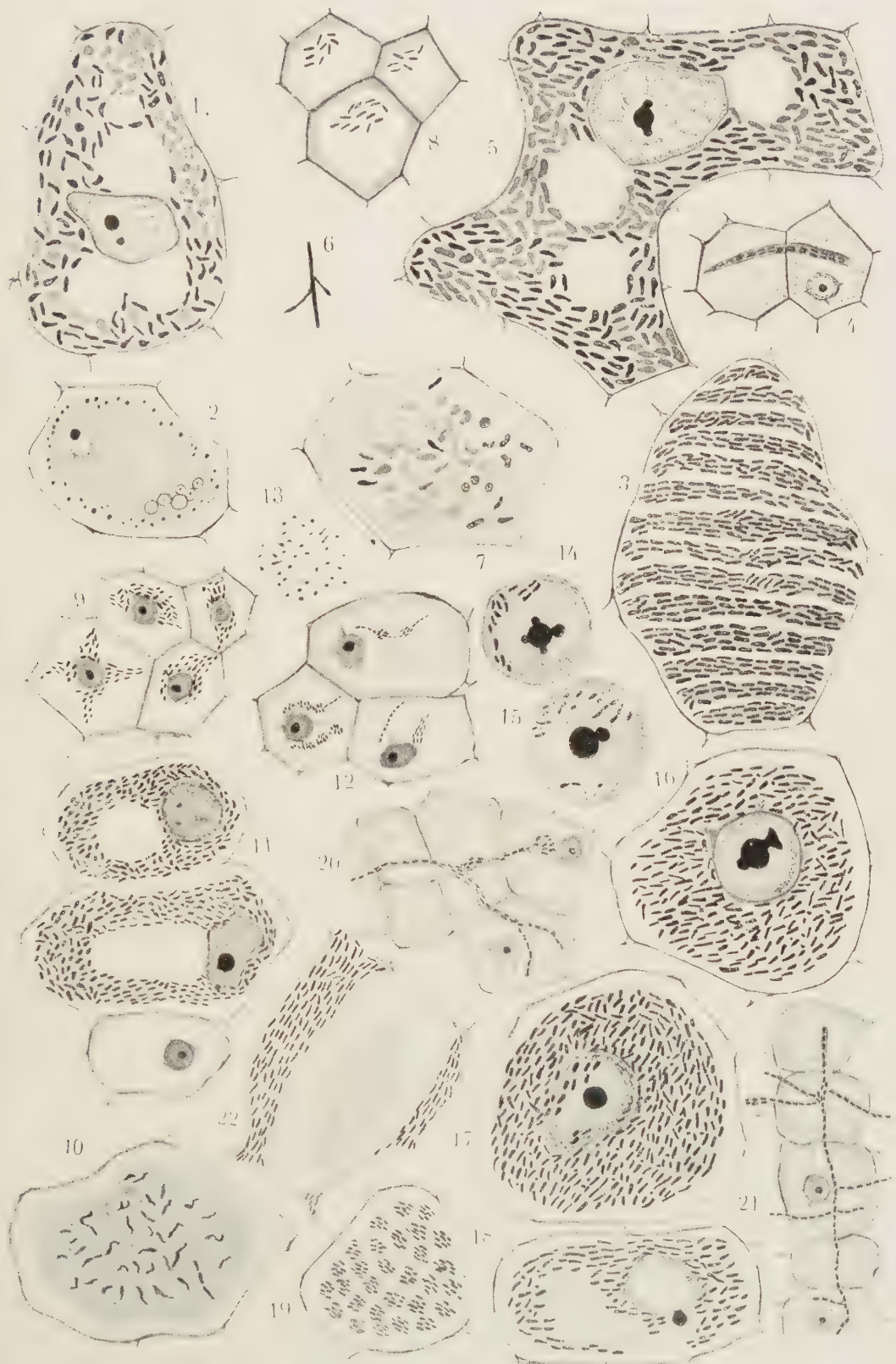


PLANCHE XXV

Prosopis dulcis Kunth.

Fig. 1. — Cellule spéciale dont la membrane est complètement détruite. Les Bactéries se trouvent à différents stades de leur évolution.

Prosopis Nandubey Lorentz.

Fig. 2. — Renflements sur les radicelles.

Bauhinia species.

Fig. 3. — Cellules spéciales fortement hypertrophiées pleines de Bactéroïdes et de sphérules. Noyau dentelé autour de la vacuole centrale.

Fig. 4. — Cellules spéciales remplies de gros bâtonnets non encore évolués en Bactéroïdes.

Fig. 5-6. — Noyaux multilobés.

Cassia acutifolia Del.

Fig. 7. — Mycelium envahissant l'écorce d'une jeune racine.

Sophora Moorcroftiana Benth.

Fig. 8. — Cellule spéciale pleine de bâtonnets bactériens et possédant quelques petites vacuoles.

Fig. 9, 10, 11, 12, 13 et 14. — Cellules meristémales d'un tubercule, dont les noyaux se trouvent à différents stades de division.

Spartium junceum L.

Fig. 15. — Jeunes cellules spéciales presque pas hypertrophiées, dont les Bactéries sont encore en forme de bâtonnets.

Fig. 16. — Cellule spéciale légèrement hypertrophiée. Le microorganisme affecte des formes bizarres de bâtonnets recourbés.

Fig. 17. — Cellules spéciales dont la digestion de l'hôte a commencé. Quelques sphérules et d'autres éléments bactériens qui rappellent assez bien la forme des Bactéroïdes.

Fig. 18. — Noyau d'une cellule du meristème d'un tubercule. Le nucléole est gros.

Fig. 19. — Noyau d'une cellule spéciale avec un petit nucléole.

Genista florida Asso.

Fig. 20. — Jeune cellule spéciale avec des Bactéries en courts bâtonnets et quelques grains d'amidon.

Fig. 21. — Cellule spéciale de la zone moyenne, avec une vacuole centrale et des Bactéries de forme très irrégulière, qu'on peut prendre pour de petits Bactéroïdes.

Fig. 22. — Cellule spéciale de la zone basilaire dont le contenu bactérien est presque complètement digéré.

Fig. 23. — Cellule de l'écorce pleine de grains d'amidon.

Genista pilosa L.

Fig. 24. — Cellule spéciale pleine de Bactéries ressemblant dans leur évolution à la Bactérie des tubercules de *G. florida* L.

Fig. 25. — Cellule spéciale dont le contenu bactérien est complètement digéré le noyau y persiste.

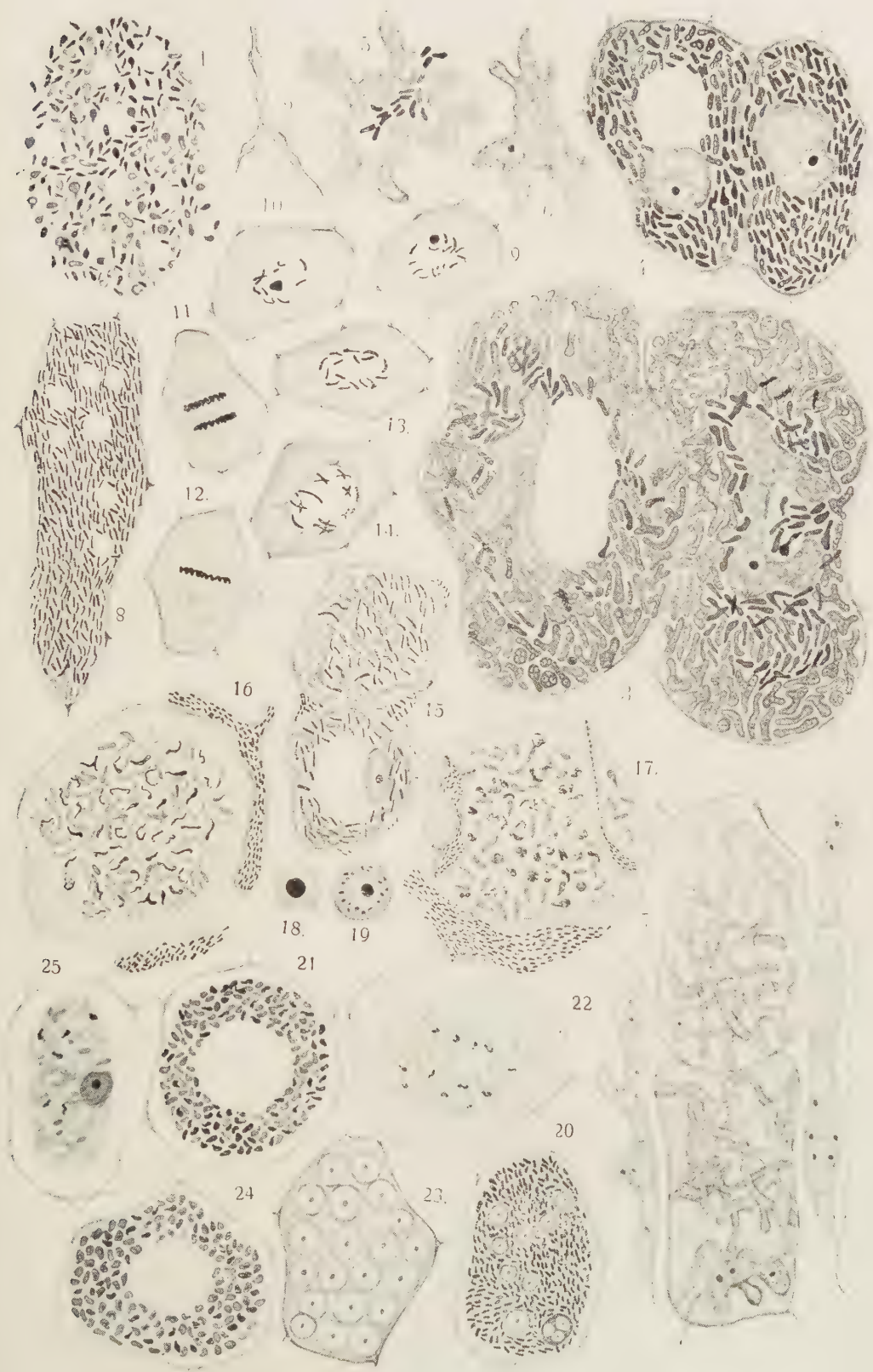


PLANCHE XXVI

Petteria ramentacea (Sieb) Presl.

Fig. 1. — Jeune cellule spéciale.

Fig. 2-3. — Cellules spéciales de la zone moyenne pleines de Bactéries dont certaines de forme ovoïde.

Cytisus capitatus Jacq.

Fig. 4. — Zoogléas et filaments muqueux dans les espaces intercellulaires et même dans les cellules spéciales où les Bactéries ont été digérées.

Fig. 5. — Bactéries disposées en capuchons aux deux pôles d'un fuseau.

Fig. 6. — Jeune cellule envahie par le microorganisme.

Fig. 7. — Cellule de la zone moyenne, possédant une couche pariétale de grains d'amidon ; les Bactéries sont encore en forme de bâtonnets.

Fig. 8. — Cellules de la zone basilaire dont la plupart des Bactéries a été digérée ; il persiste encore quelques formes ramifiées de Bactéroides.

Cytisus purgans (L.) Willek.

Fig. 9. — Jeune cellule envahie par les Bactéries.

Fig. 10. — Cellule spéciale de la zone moyenne avec une grande vacuole centrale. Les éléments bactériens sont très polymorphes.

Fig. 11-12-13. — Noyaux légèrement hypertrophiés, mais déformés dont le nucléole bourgeonne.

Cytisus scoparius Lk.

Fig. 14-15. — Deux cellules spéciales : l'une avec plusieurs petites vacuoles, l'autre avec une seule. Le noyau n'est presque pas hypertrophié.

Fig. 16. — Cellule du sommet du tubercule où les filaments muqueux arrivent et entourent les noyaux.

Fig. 17. — Cellule spéciale hypertrophiée ainsi que son noyau. Cellules intermédiaires pleines de grains d'amidon. Bactéries arrondies.

Fig. 18. — Cellule spéciale dont les Bactéries ont perdu leur chromaticité. Filament muqueux qui persiste même après le commencement de la digestion des Bactéries.

Cytisus Scoparius Var. *Andreanus* (Hort).

Fig. 19. — Jeunes cellules du sommet du tubercule.

Fig. 20. — Cellule spéciale de la zone moyenne, dont les Bactéries sont très déformées et recourbées.

Fig. 21. — Cellule spéciale de la zone de la base, le microorganisme est devenu plus arrondi.

Cytisus sessilifolius L.

Fig. 22-23. — Deux cellules spéciales, dans l'une la Bactérie est seulement allongée et recourbée, dans l'autre le microorganisme est plus ou moins arrondi.

Cytisus virescens.

Fig. 24. — Cellule dont le noyau se trouve en division malgré la présence de Bactéries.

Fig. 25. — Cellule spéciale de la zone moyenne dont les Bactéries n'ont pas subi encore une évolution notable.

Fig. 25-26. — Deux aspects des noyaux hypertrophiés.

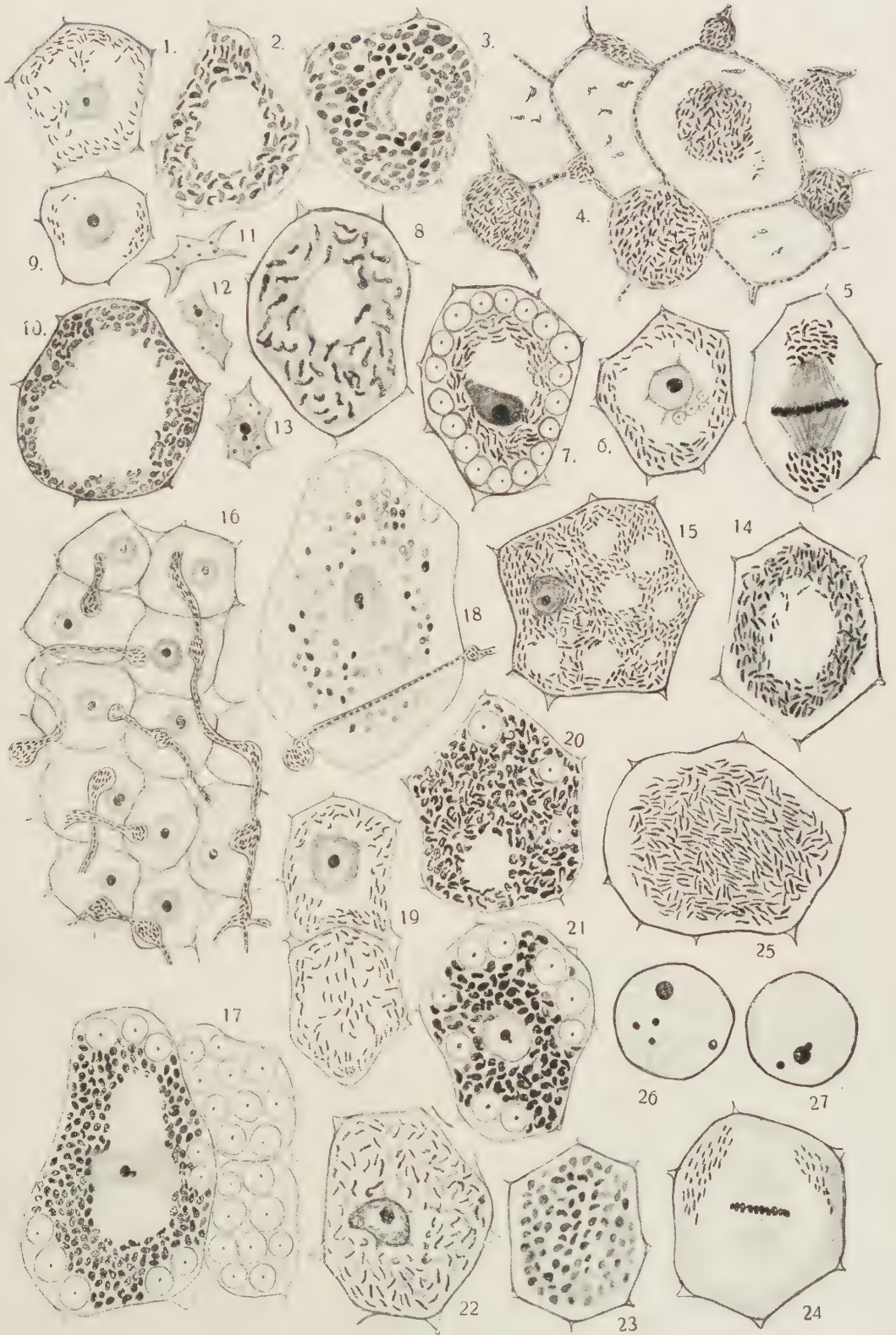


PLANCHE XXVII

Cytisus scoparius Lk.

- Fig. 1. — Filament muqueux envoyant ses ramifications dans les jeunes cellules du méristème autour de leurs noyaux. Les Bactéries se colorent en violet.
- Fig. 2. — Cellules spéciales dont les Bactéries se trouvent à différents stades de leur évolution. Les éléments encore jeunes se colorent en violet ; ceux dont la chromaticité a diminué prennent la safranine et les sphérules jaunes en voie de digestion sont teintées par l'orange G.
- Fig. 3. — Cellules de la zone de la base. Les Bactéries ont été presque toutes digérées, mais il y a eu ensuite un deuxième envahissement de la même cellule par les filaments muqueux, qui ont versé une quantité de Bactéries très chromatiques prenant le violet.

Trifolium alpinum L.

- Fig. 4. — Cellule spéciale pleine d'éléments bactériens. les uns encore chromatiques prennent le violet, les autres, au contraire, achromatiques sont teints en jaune par l'orange G.

Carmichaelia australis R. Br.

- Fig. 5. — Cellule spéciale dont les Bactéries évoluées en petites sphérules sont en voie de digestion et se colorent seulement par l'orange G. Les grains d'amidon, au contraire, ne sont pas encore digérés.
- Fig. 6. — Cellule de l'écorce d'un tubercule contenant des grains d'amidon composés à différents stades de digestion.

Caragana tragacanthoides Poir.

- Fig. 7. — Cellules du méristème du tubercule et jeunes cellules spéciales. Dès la pénétration du filament muqueux, les noyaux se contractent, deviennent irréguliers de forme et ensuite s'hypertrophient.

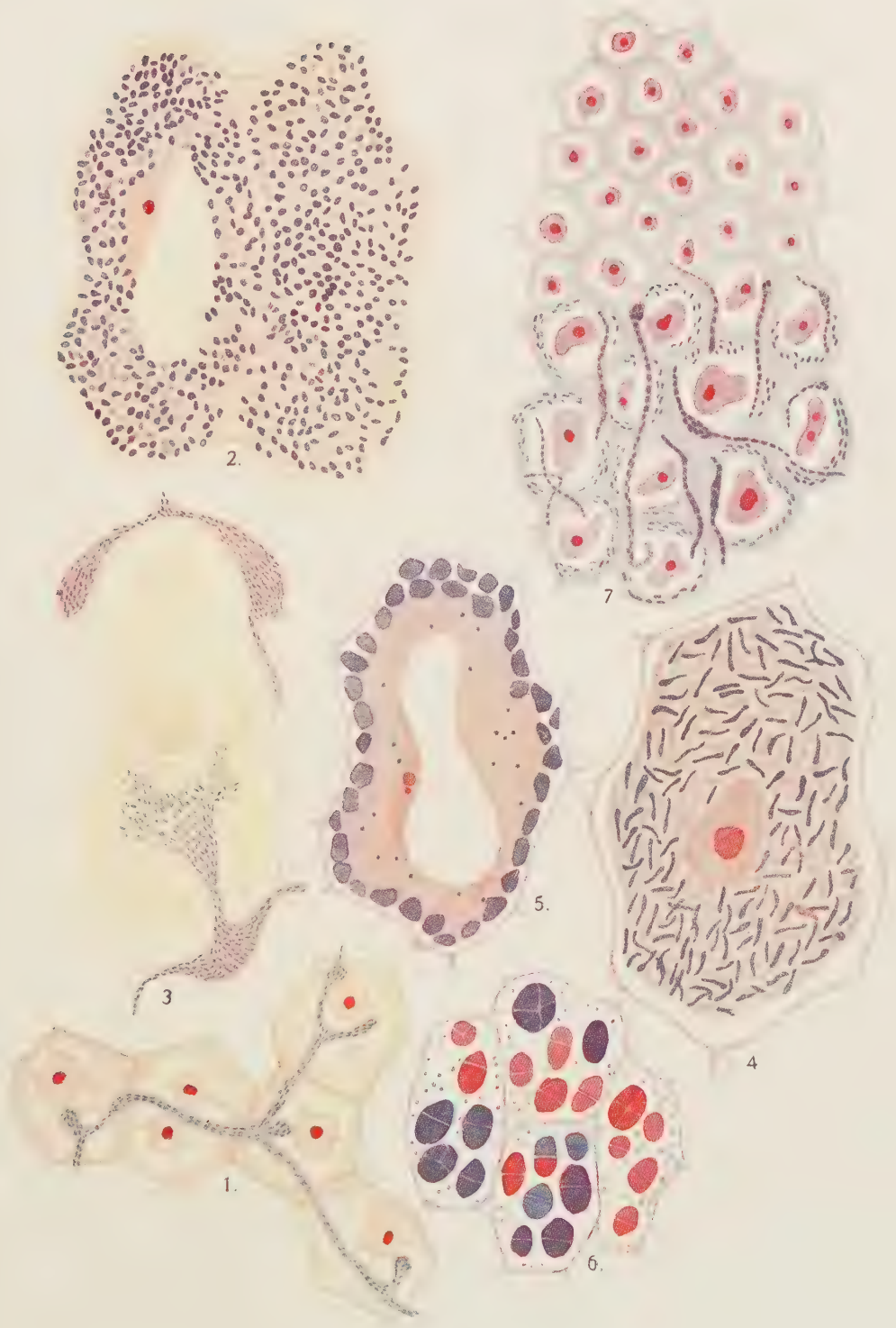


PLANCHE XXVIII

Ononis viscosa L.

- Fig. 1. — Jeune cellule spéciale où le microorganisme est encore au stade de bâtonnet.
- Fig. 2-3. — Cellules spéciales fortement hypertrophiées ainsi que leurs noyaux dont le nucléole montre des tâches claires. Bactérie piriforme.
- Fig. 4. — Cellule spéciale remplie de gros grains d'amidon avec quelques Bactéries dans les intervalles.
- Fig. 5. — Cellule spéciale avec grains d'amidon en couche pariétale, et Bactéries disposées en couronne entre l'amidon et la vacuole centrale.

Ononis repens L.

- Fig. 6. — Cellule spéciale dont les Bactéries sont disposées radialement par rapport à la membrane cellulaire. A côté une cellule intermédiaire avec des précipitations à structure alvéolaire.
- Fig. 7. — Cellule spéciale dont les microorganismes se trouvent à un stade plus avancé de leur évolution. La digestion des Bactéries commence par les éléments qui se trouvent au centre de la cellule.

Ononis Natrix L.

- Fig. 8. — Cellule spéciale très hypertrophiée possédant quelques gros grains d'amidon et des Bactéries piriformes. Dans la vacuole centrale, il y a un léger précipité sur lequel se trouvent quelques éléments bactériens. Le noyau a pris une forme de croissant autour de la vacuole et son nucléole montre un bourgeon. A côté deux cellules intermédiaires avec quelques Bactéries entre les grains d'amidon.
- Fig. 9, 10, 11, 12, 13 et 14. — Différents aspects du filament muqueux et de ses ramifications à travers les espaces intercellulaires et dans les cellules envahies.

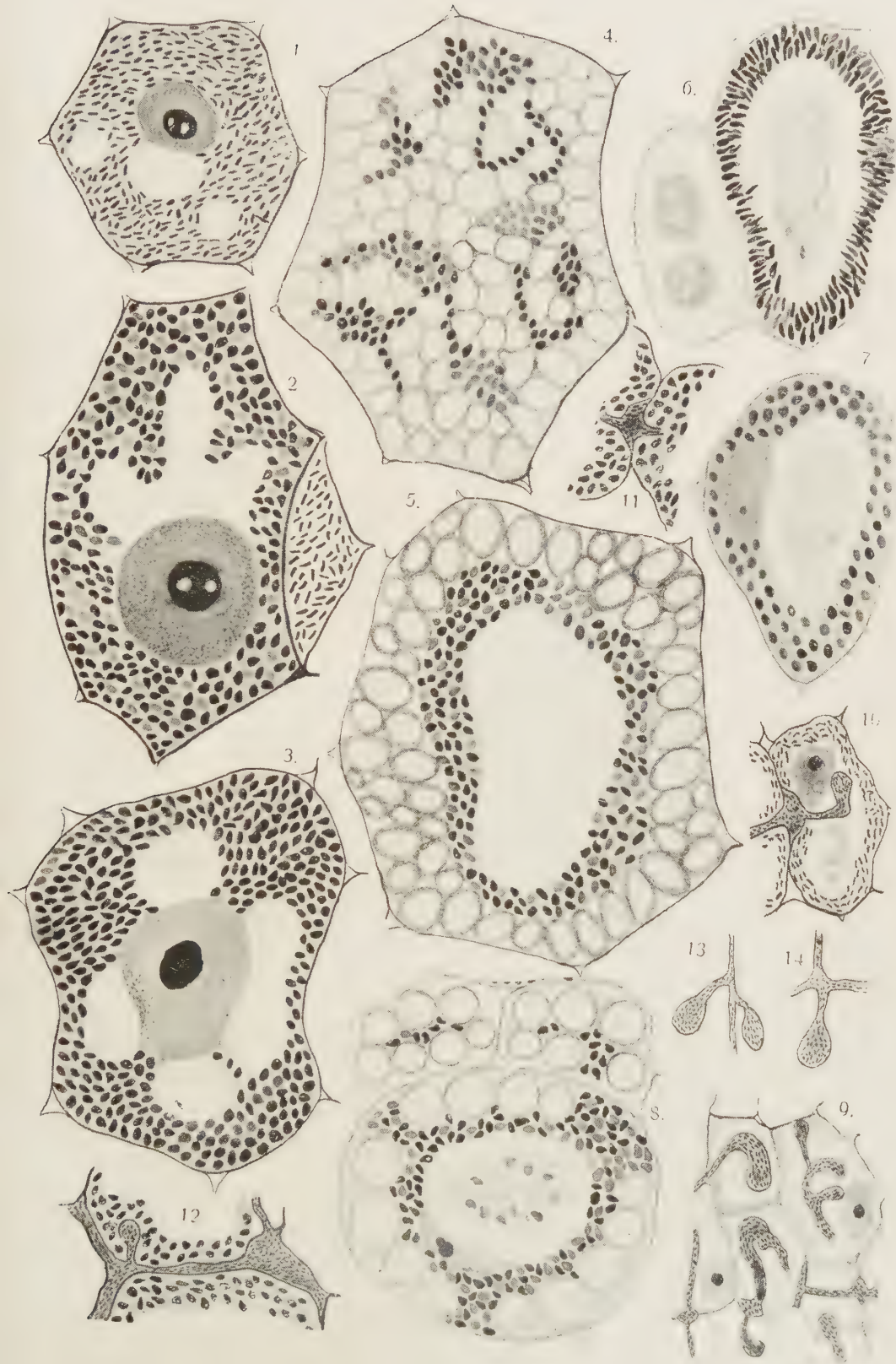


PLANCHE XXIX

Medicago arborea L.

- Fig. 1. — Jeunes cellules du sommet d'un tubercule où les ramifications du filament muqueux pénètrent et provoquent immédiatement une hypertrophie du noyau.
- Fig. 2. — Jeune cellule spéciale avec un gros noyau et quelques petites vacuoles ; les Bactéries en forme de bâtonnets.
- Fig. 3. — Cellule spéciale fortement hypertrophiée avec des grains d'amidon en couche pariétale et des Bactéries en forme de massue, dont la partie renflée est tournée du côté de la membrane cellulaire.
- Fig. 4. — Cellules intermédiaires pleines de grains d'amidon et contenant quelques éléments bactériens ; on n'aperçoit pas le noyau.
- Fig. 5. — Cellule spéciale très hypertrophiée, les Bactéries sont disposées en couronne autour de la grande vacuole et leur extrémité renflée est orientée vers le centre de la cellule.
- Fig. 6. — Cellule spéciale dont le noyau se trouve entre les deux vacuoles. Sa chromatine s'étale sur toute sa surface.
- Fig. 7. — Quelques Bactéroïdes.
- Fig. 8. — Cellule intermédiaire pleine de grains d'amidon de taille plus petite au centre que vers la périphérie de la cellule.

Trifolium alpinum L.

- Fig. 9. — Cellule spéciale avec des Bactéries et un gros filament muqueux qui envoie ses ramifications vers le noyau.
- Fig. 10. — Cellule spéciale fortement hypertrophiée avec une couche pariétale de gros grains d'amidon et des Bactéries de forme allongée. A côté, quelques petites cellules intermédiaires.
- Fig. 11. — Cellule de l'écorce du tubercule pleine de grains d'amidon de taille plus petite au centre des cellules, et plus volumineux vers la périphérie.

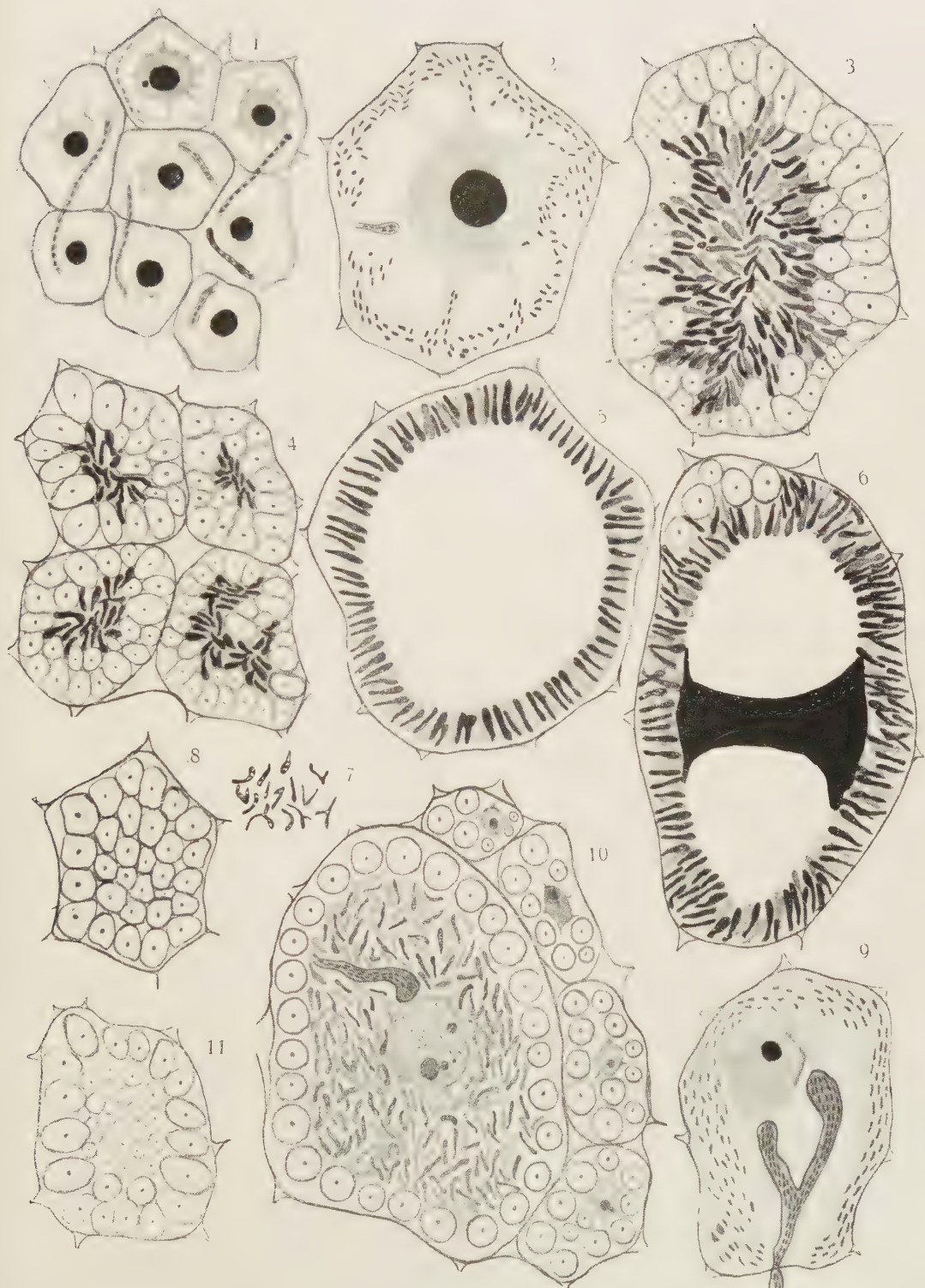


PLANCHE XXX

Indigofera macrostachya Willd.

- Fig. 1. — Cellules du sommet du tubercule dans lesquelles pénètrent les branches du filament muqueux. Un filament très fin s'insinue dans un noyau.
- Fig. 2. — Cellule spéciale à Bactéries allongées. Son noyau est fortement hypertrophié et attaqué par les ramifications du filament muqueux.
- Fig. 3. — Cellule spéciale fortement hypertrophiée, Bactéries en courts bâtonnets. Noyau envahi par quelques éléments bactériens.
- Fig. 4. — Cellule spéciale de la zone basilaire à membrane déchirée. Le microorganisme affecte une forme plus ou moins arrondie, il se trouve à un stade de digestion et quelques bâtonnets seulement gardent encore leur chromaticité.
- Fig. 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14 et 15. — Noyaux présentant différents aspects d'hypertrophie, de déformation et de désorganisation. Quelques-uns sont même envahis par un petit nombre de Bactéries.

Indigofera artropurpurea Horn.

- Fig. 16. — Cellules spéciales : l'une possédant de petites vacuoles autour desquelles sont dispersées les Bactéries, l'autre contenant des Bactéries plus allongées, mélangées aux courts bâtonnets.
- Fig. 17. — Cellule spéciale à petites vacuoles. Le microorganisme est légèrement renflé à l'une de ses extrémités.
- Fig. 18. — Cellule intermédiaire pleine de gros grains d'amidon.
- Fig. 19. — Cellule spéciale de la base du tubercule où la digestion des Bactéries a eu lieu, il ne persiste que quelques éléments achromatiques.
- Fig. 20. — Cellule spéciale où la masse bactérienne est fragmentée en lambeaux plus ou moins grands.
- Fig. 21. — Cellule du manteau du tubercule pleine également de Bactéries.
- Fig. 22. — Digestion des grains d'amidon, on n'aperçoit plus qu'une enveloppe mince et disloquée.



PLANCHE XXXI

Wistaria chinensis D. C. var. *Grandiflora* (W. Multijuga Hort.) Sieb

- Fig. 1. — Quelques cellules spéciales et intermédiaires. Vers la zone de la base, les cellules spéciales sont complètement détruites, mais la Bactérie conserve sa forme, sa chromaticité et sa virulence.
Fig. 2. — Quelques Bactéries filamenteuses mélangées aux courts bâtonnets. Les premières sont sûrement occasionnelles.

Robinia pseudoacacia L.

- Fig. 3. — Ramifications du filament muqueux pénétrant dans les jeunes cellules du méristème.
Fig. 4. — Cellule spéciale pleine de Bactéries, possédant quelques petites vacuoles et un noyau très hypertrophié.
Fig. 5. — Cellule spéciale fortement hypertrophiée.
Fig. 6. — Fragment d'une masse bactérienne, parsemée de petites vacuoles et traversée par des filaments mycéliens. Les membranes cellulaires n'existent plus.
Fig. 7, 8, 9 et 10. — Différents aspects des noyaux hypertrophiés.
Fig. 11. — Cellule spéciale pleine de Bactéries et sans vacuole.
Fig. 12. — Cellule spéciale de la medulle d'un tubercule âgé. On y remarque la présence d'une zoogléa englobant encore les Bactéries, que nous supposons appartenir à une seconde infestation.
Fig. 13. — Un tubercule.

Robinia viscosa Vent.

- Fig. 14. — Cellules du méristème où les noyaux sont à différents stades de division et où le filament muqueux fait son apparition.

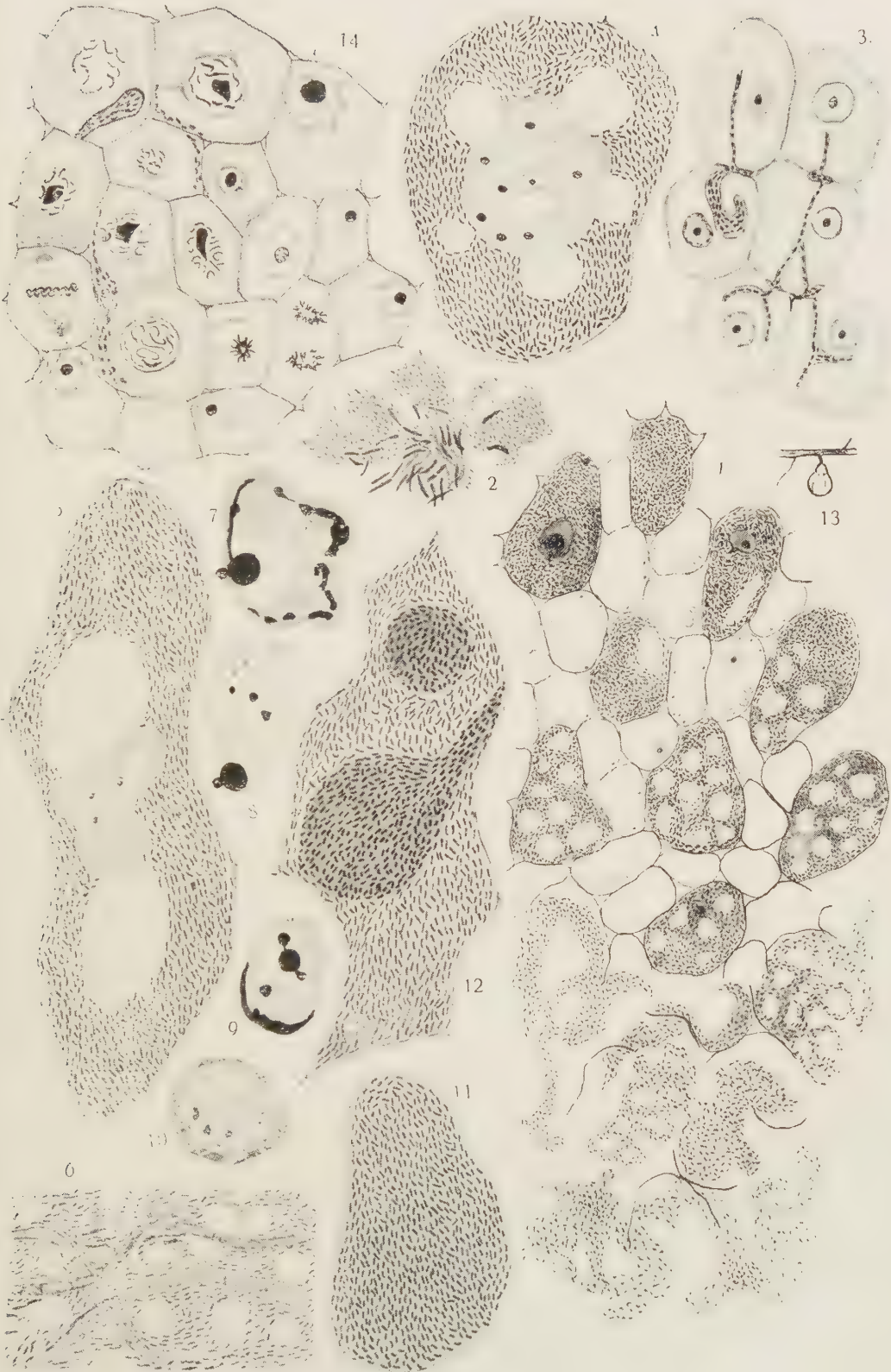


PLANCHE XXXII

Carmichaelia australis R. Br.

- Fig. 1. — Cellule spéciale dont les Bactéries évoluent en petites sphérules.
Fig. 2. — Cellule spéciale fortement hypertrophiée, possédant plusieurs vacuoles, un noyau amœboïde et des Bactéries claviformes.
Fig. 3. — Cellules spéciales dont le contenu bactérien a été digéré, et dans lesquelles ont pénétré pour une seconde fois une quantité de ramifications du filament muqueux.
Fig. 4. — Cellule spéciale possédant deux couches pariétales de grains d'amidon. Les Bactéries y sont assez polymorphes et ressemblent d'aspect à celles des tubercules de *Myrica Gale*.
Fig. 5. — Cellule spéciale remplie de grosses sphérules déjà achromatiques et donnant l'aspect des Bactéries des tubercules d'*Alnus*.

Caragana tragacanthoides Poir.

- Fig. 6. — Cellule spéciale dont le contenu bactérien est presque totalement digéré.
Fig. 7. — Cellule spéciale pleine de sphérules, les unes encore très chromatiques, les autres complètement décolorées.

Lespedeza Sieboldii Miq.

- Fig. 8. — Cellules spéciales à membranes détruites, à noyaux hypertrophiés dont le nucléole bourgeonne. Les Bactéries sont des courts bâtonnets très chromatiques. Une quantité de grains d'amidon, simples ou composés, entre les masses bactériennes et à la place des cellules intermédiaires. Endochromidies sphériques.
Fig. 9. — Noyau hypertrophié mais conservant sa forme sphérique, possédant 2 nucléoles dont l'un montre un bourgeon.

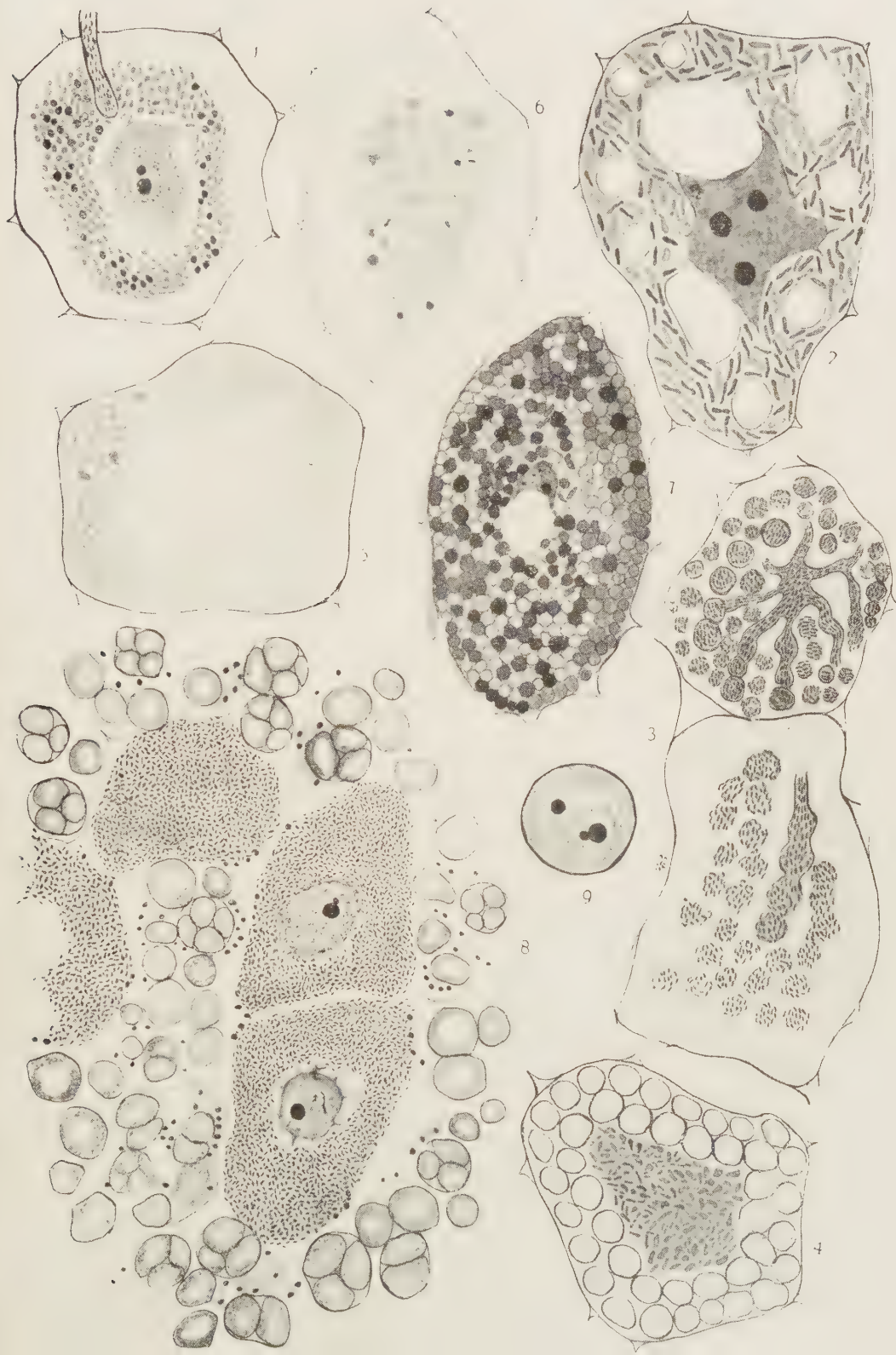


PLANCHE XXXIII

Colutea persica.

Aspect d'une partie de la medulle, où le microorganisme est en grande partie digéré et où les membranes cellulaires sont de place en place déchirées.



PLANCHE XXXIV

Astragalus hamosus L.

Fig. 1. — Cellule spéciale de la zone antérieure du tubercule.

Fig. 2-3-4. — Cellule spéciale de la zone moyenne, avec grandes vacuoles centrales. Les bactéries en bâtonnets sont devenues piriformes, puis sphériques.

Astragalus alopecuroides L.

Fig. 5. — Cellule spéciale à Bactéries piriformes, possédant plusieurs petites vacuoles et quelques grains d'amidon. Noyau représenté par une tache noire de chromatine (après coloration à l'Hématoxyline).

Fig. 6. — Cellule spéciale dont le noyau est très déformé.

Fig. 7. — Cellule spéciale à grande vacuole centrale, autour de laquelle s'est déposée un peu de chromatine nucléaire.

Fig. 8. — Cellule spéciale à grande vacuole dont le contenu a précipité légèrement. A côté, cellules intermédiaires dont le contenu vacuolaire donne des endochromidies.

Astragalus glycyphyllos L.

Fig. 9. — Différents stades de l'évolution des Bactéries.

Fig. 10. — Cellule spéciale de la zone moyenne complètement remplie par le microorganisme.

Fig. 11. — Un aspect de la zone de la base du tubercule. Bactéries presque digérées. Digestion survenue même au stade de gros bâtonnets cylindriques ou piriformes. Nombreux filaments muqueux et vésicules cheminant dans le résidu de la masse bactérienne.

Fig. 12. — Cellule spéciale dont les Bactéries sont presque entièrement digérées ; mais le noyau persiste encore après avoir perdu son nucléole et toute substance chromatique.



PLANCHE XXXV

Coronilla scorpioides (L) Koch.

Coupe transversale d'un jeune tubercule. Coloration à la fuchsine acide et au vert de méthyle.

Les jeunes éléments bactériens sont colorés en bleu vert, tandis que les formes plus âgées prennent une teinte rouge violacée.

Les nucléoles se colorent également différemment dans les deux zones.

Les filaments muqueux sont extrêmement fins.

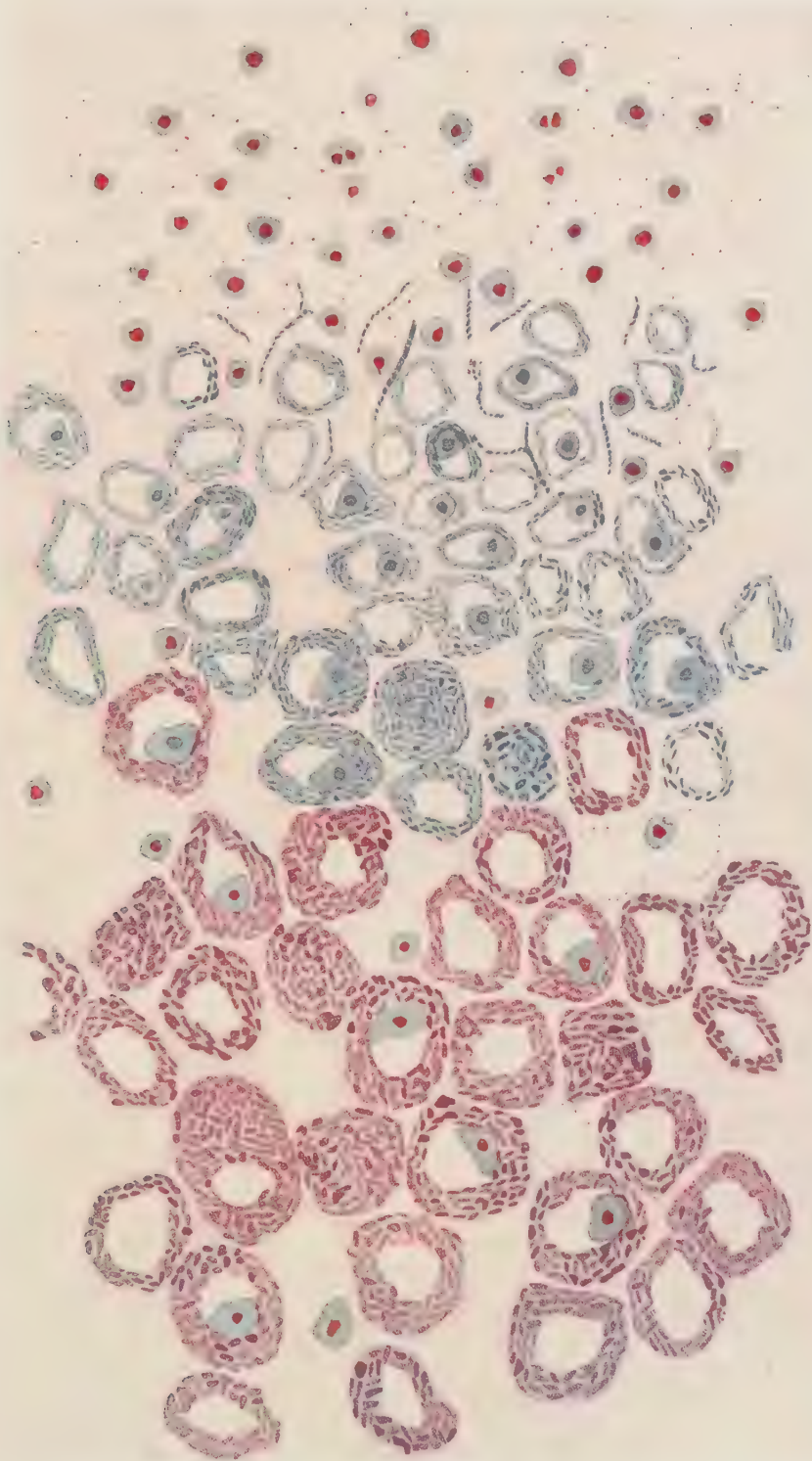


PLANCHE XXXVI

Coronilla glauca L.

- Fig. 1-2. — Cellule spéciale avec une quantité de gros grains d'amidon.
Fig. 3. — Cellule spéciale de la zone moyenne avec une grande vacuole.
Remarquer un large trabécule protoplasmique plein de bactéries à la périphérie du noyau.
Fig. 4. — Cellule spéciale fortement hypertrophiée avec une couche pariétale de grains d'amidon. Bactéries claviformes. Un filament muqueux à l'intérieur du noyau.
Fig. 5-6. — Noyaux en bourgeonnement.
Fig. 7. — Cellule de l'écorce dont l'amidon est en digestion.

Coronilla scorpioides (L) Koch.

- Fig. 8. — Cellule spéciale contenant quelques tout petits grains d'amidon, un noyau hypertrophié et une vacuole centrale. Les Bactéries sont claviformes.
Fig. 9. — Jeune cellule spéciale et un filament muqueux à la périphérie du noyau.

Cassia mimosoides L.

- Fig. 10. — Jeune cellule avec quelques files de Bactéries.
Fig. 11. — Cellule spéciale pleine de Bactéries disposées en files.
Fig. 12-13. — Files de Bactéries, quelquefois groupées.
Fig. 14. — Cellule spéciale fortement hypertrophiée. Les Bactéries qui la remplissent possèdent un point chromatique au centre, tandis que leurs deux extrémités sont incolores. Noyau hypertrophié, le nucléole bourgeonne.

Arachis hypogaea L.

- Fig. 15. — Jeunes cellules envahies par de fines Bactéries.
Fig. 16. — Cellule spéciale non hypertrophiée, les Bactéries sont encore en bâtonnets. A côté, une cellule de l'écorce pleine de grains d'amidon.
Fig. 17. — Cellule spéciale dont les Bactéries sont moins évoluées au centre que vers la périphérie.
Fig. 18. — Quelques cellules spéciales avec des Bactéries à différents stades de leur évolution.
Fig. 19. — Cellule spéciale, les sphérules bactériennes se décolorent, mais possèdent au centre un petit point chromatique.
Fig. 20. — Cellule spéciale où le contenu des sphérules est complètement digéré.
Fig. 21. — Cellule spéciale où il ne reste presque rien du microorganisme.

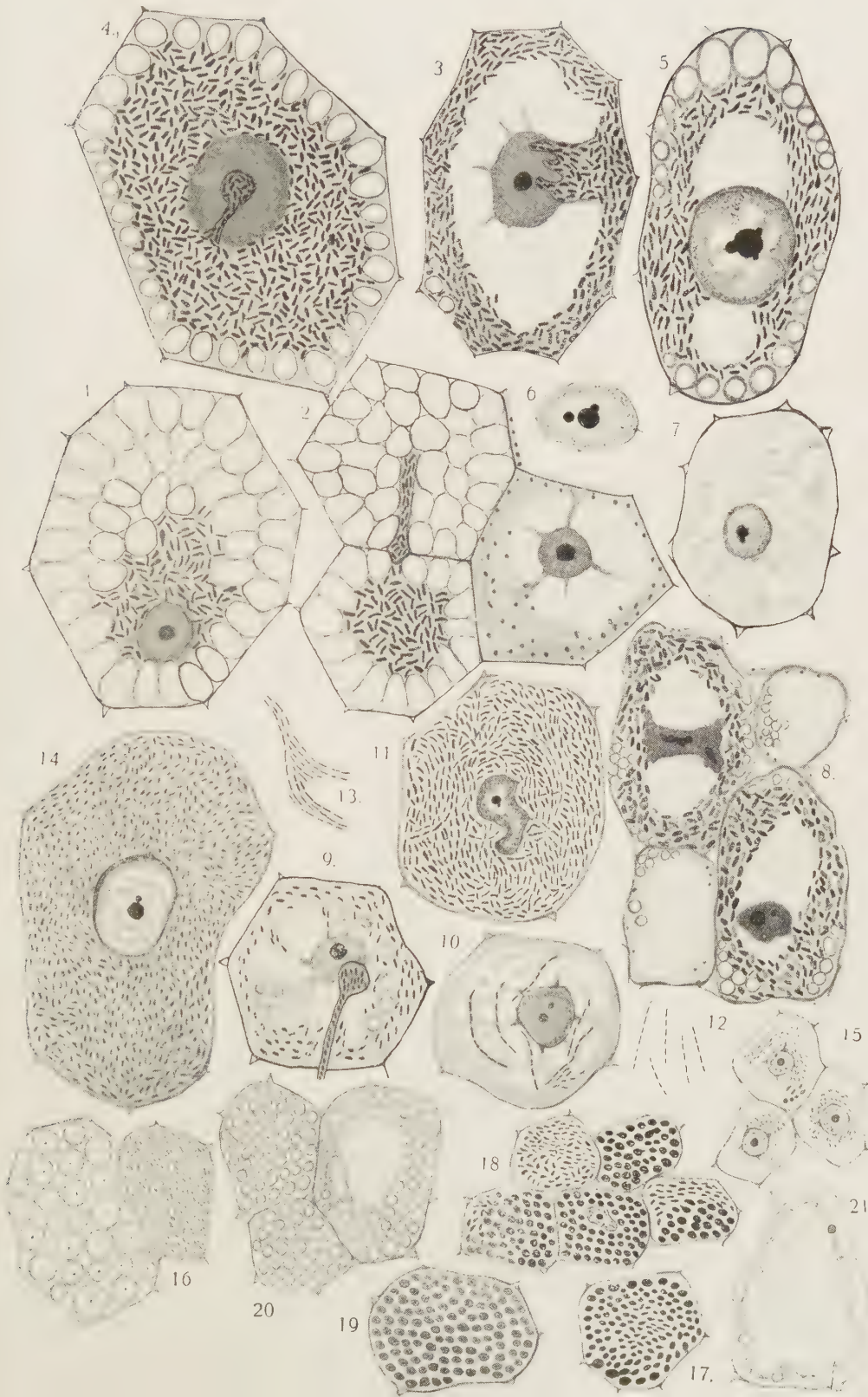


PLANCHE XXXVII

Coronilla iberica Bieb.

- Fig. 1. — Cellules du sommet du tubercule avec quelques ramifications du filament muqueux.
- Fig. 2. — Cellules de la zone antérieure où les Bactéries ont commencé à se multiplier et les noyaux à s'hypertrophier. A côté, deux toutes petites cellules intermédiaires.
- Fig. 3. — Cellule spéciale avec une couronne de Bactéries et quelques grains d'amidon.
- Fig. 4. — Cellule de la zone moyenne, fortement hypertrophiée et avec une grande vacuole centrale. Une partie des Bactéries a déjà évolué en sphérules.
- Fig. 5. — Cellule spéciale pleine de Bactéroides et de sphérules. Tous ces éléments sont vacuolisés.
- Fig. 6. — Cellule spéciale pleine de sphérules très décolorées.
- Fig. 7. — Cellule spéciale dont le contenu bactérien est presque digéré.
- Fig. 8. — Cellule spéciale ne contenant plus, après la digestion complète du microorganisme, qu'un résidu amorphe et incolore.
- Fig. 9. — Une cellule (tubercule anormal) de la zone basilaire où la structure du tubercule est presque normale. Les Bactéries, en forme de sphérules, se trouvent au stade de digestion.



PLANCHE XXVIII

Coronilla iberica Bieb.

Coupe transversale d'un tubercule anormal, envahi par les Bactéries, par un Pythium et par un nématode (ce dernier n'est pas représenté). La medulle est constituée par de toutes petites cellules polyédriques. Le mycélium du Syphomycète pénètre partout dans les tissus du tubercule et forme une quantité de sporanges. Vers la périphérie, des groupes de cellules pleines de Bactéries.

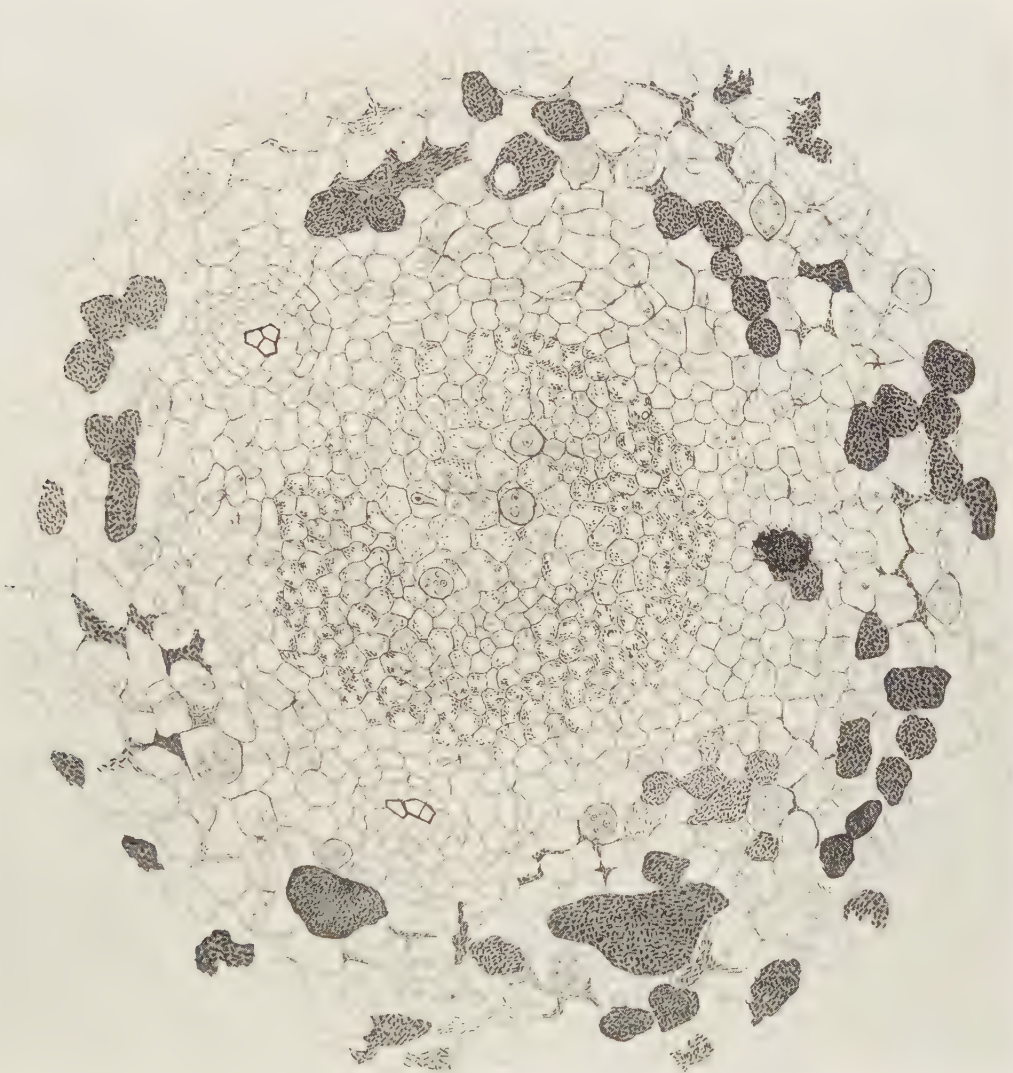


PLANCHE XXXIX

Ascorhiza Leguminosarum (1) Dans un tubercule d'*Astragalus alopecuroides* L.)

- Fig. 1-2. — Filaments accolés parallèlement. Le plus gros dont le noyau s'est divisé, représente l'Ascogone, l'autre est le trophogone.
- Fig. 3. — Ascogone dont le noyau s'est divisé successivement 2 fois.
- Fig. 4, 5, 6, 7, 8 et 9. — Enroulement et cloisonnement du filament ascogène ou gamétophore.
- Fig. 10, 11 et 12. — Jeunes périthèces avec leur gamétophore.
- Fig. 13. — Périthèce avec quelques articles binucléés et cellules nourricières.
- Fig. 14. — Périthèce contenant deux cellules œufs et 4 articles binucléés.
- Fig. 15. — Périthèce avec asque mûr, une cellule œuf et 2 articles binucléés.
- Fig. 16. — Spore.
- Fig. 17, 18, 19, 20 et 21. — Chlamydospores.
- Fig. 22. — Ascogone transformé en chlamydospore.

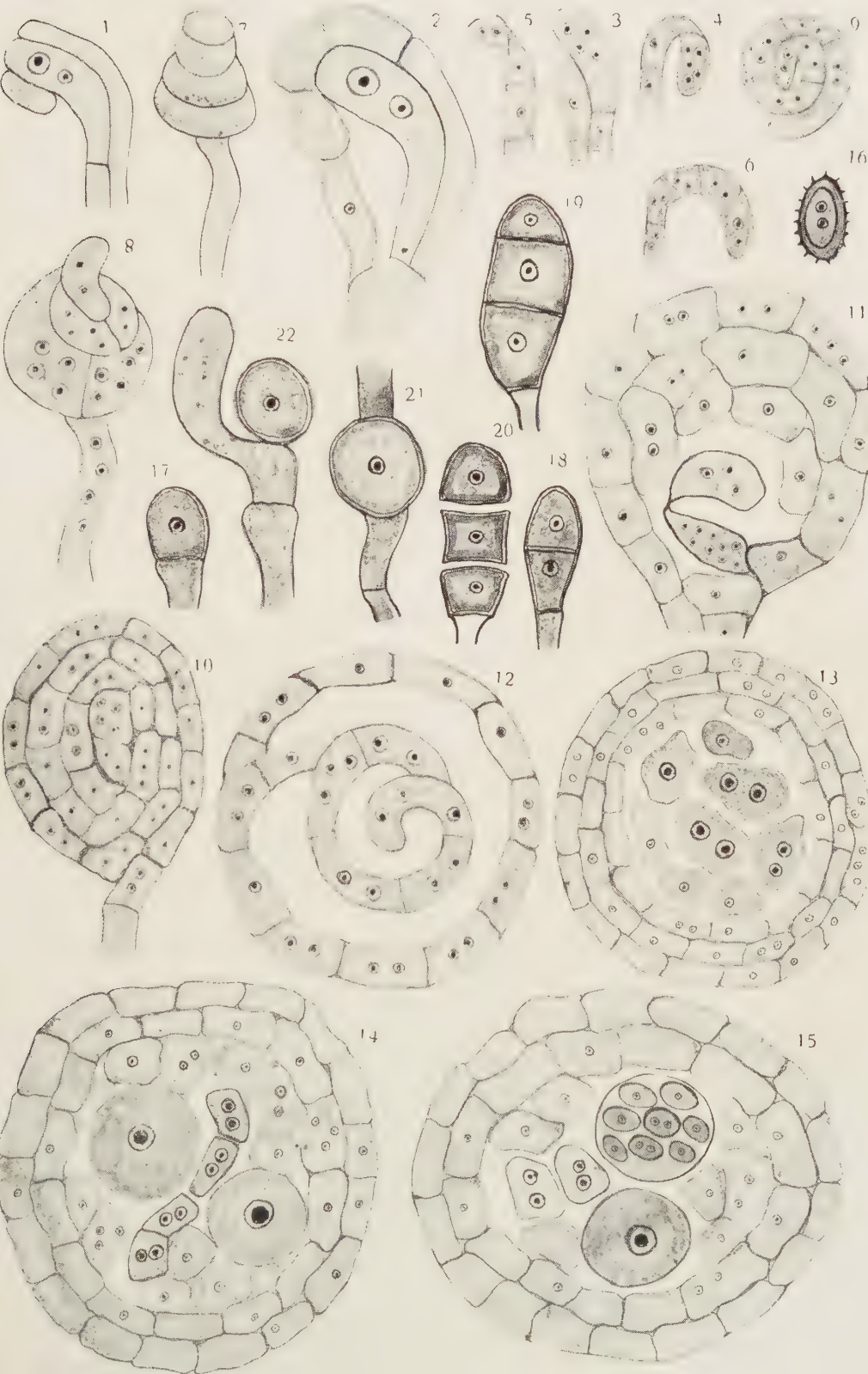


PLANCHE XL

Ascorhiza Leguminosarum.

(2. dans un tubercule de *Brachyzema lanceolatum* Meisn).

- Fig. 1-2-3. — Filaments ascogènes.
Fig. 4-5. — Cellules mycéliennes, dont le noyau se trouve au stade de la prophase. Le filament chromatique est très net.
Fig. 6-7. — Enroulement du gamétophore.
Fig. 8. — Jeune périthèce à articles binucléés. Cellule œuf et jeune asque.
Fig. 9. — Périthèce mûr avec quelques ascospores.
Fig. 10. — 2 ascospores mûres.
Fig. 11. — Chlamydospores.

(3. dans un tubercule de *Cytisus Scoparius* L.)

- Fig. 12. — Filaments mycéliens.
Fig. 13, 14, 15 et 16. — Quelques stades de la formation du gamétophore.
Fig. 17. — Périthèce formé dans une partie de la medulle du tubercule. Il atteint de fortes dimensions et mesure 85μ de diamètre. Les deux couches de son périidium sont envahies par des Bactéries. A son intérieur se trouvent les cellules nourricières, des cellules binucléées, quelques cellules œufs et un jeune asque dont les 4 noyaux vont se diviser encore une fois pour donner les 8 énergides des 8 ascospores. Le noyau de chaque cellule œuf et les noyaux du jeune asque sont entourés de cytosomes.
Fig. 18. — Spore binucléée à membrane cutinisée et réticulée.
Fig. 19. — Chlamydospores.

(4. dans un tubercule de *Cytisus Scoparius* Var. *Andreanus* Hort.)

- Fig. 20-21. — L'Ascogone déjà plurinucléé, est en train de s'enrouler.
Fig. 22. — Deux jeunes périthèces formés dans une même cellule.
Fig. 23. — Périthèce contenant des spores mûres.
Fig. 24. — Spore à membrane réticulée.
Fig. 25. — Chlamydospores.



PLANCHE XLI

Acacia Melanoxylon R. Br.

Fig. 1. — Médulle avec cellules spéciales et intermédiaires.

Fig. 2. — Cellule spéciale bien plus longue que le diamètre du champ du microscope, mesurant 250μ de longueur et entourée de cellules intermédiaires. Grossissement $960\times$.

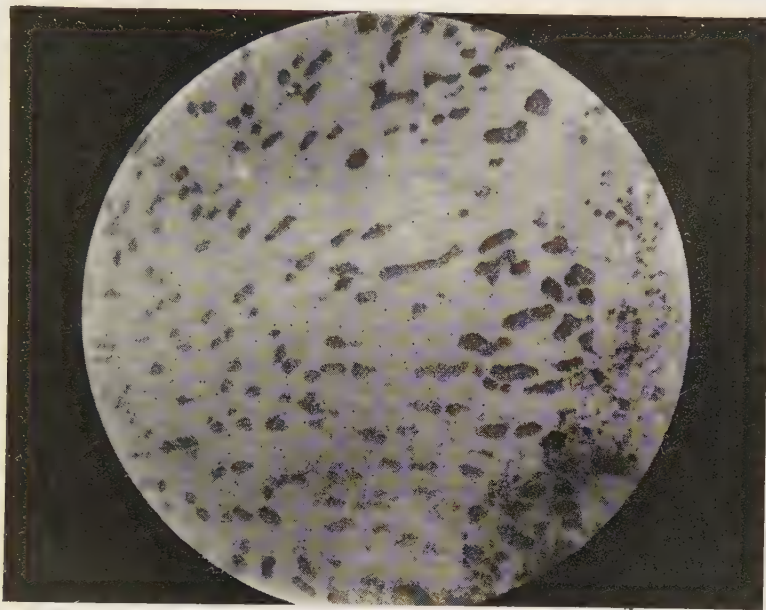


PLANCHE XLII

Acacia Melanoxylon R. Br.

Fig. 1. — Filament muqueux avec ses ramifications extrêmement fines.

Acacia Floribunda Hort.

Fig. 2. — Coupe transversale d'un jeune tubercule dont les cellules de l'écorce sont pleines de précipitations. On y voit la disposition des faisceaux et au centre la médulle avec ses cellules spéciales et intermédiaires.

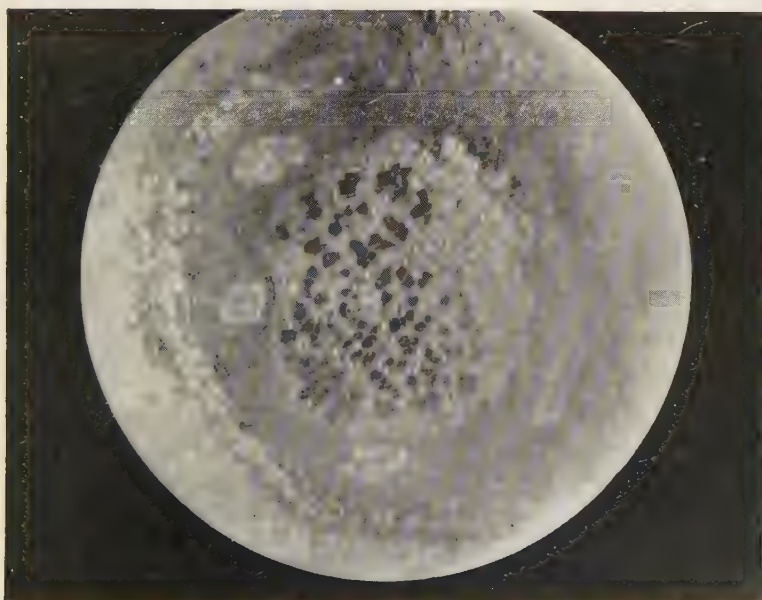
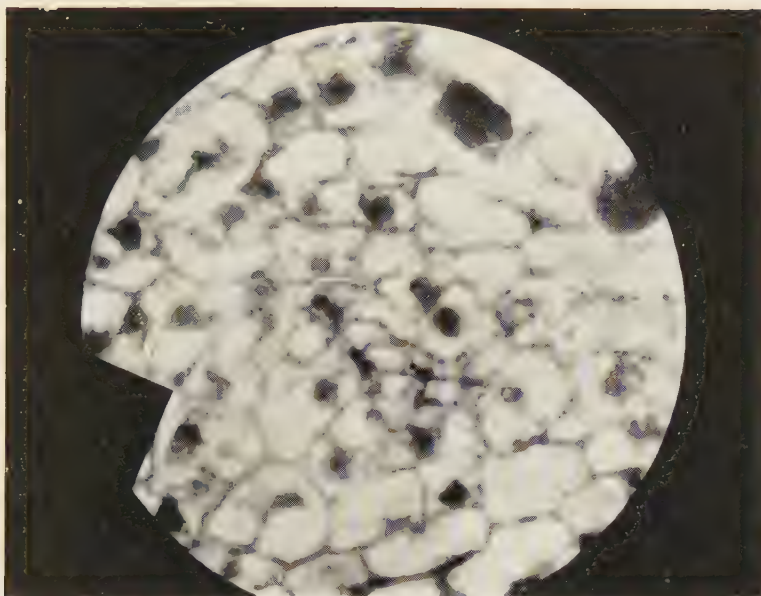


PLANCHE XLIII

Cytisus Capitatus.

- A. — Cellules spéciales qui n'ont subi presque aucune hypertrophie ainsi que leurs noyaux.
B. — Aspect d'une coupe longitudinale d'un tubercule.

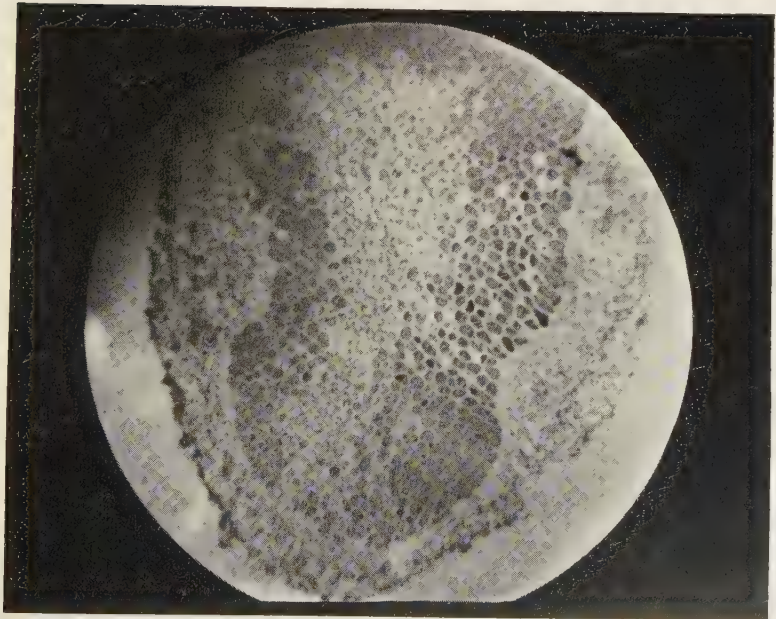
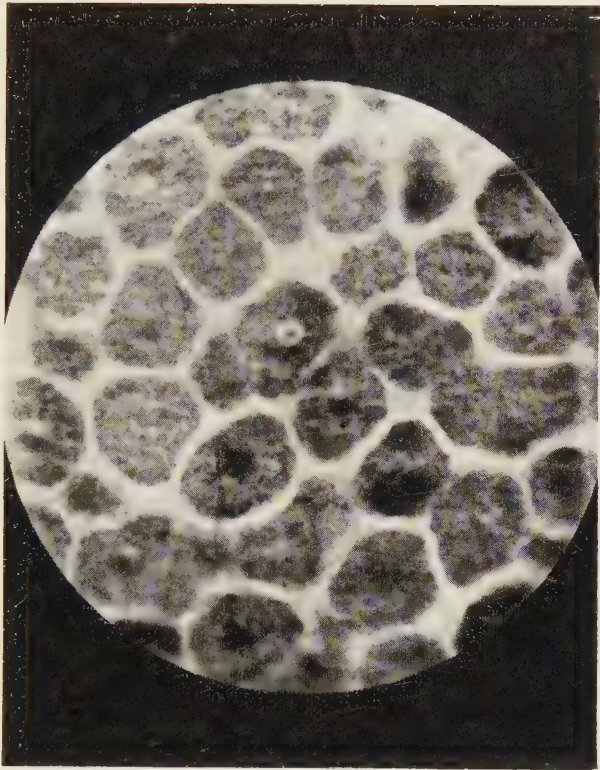


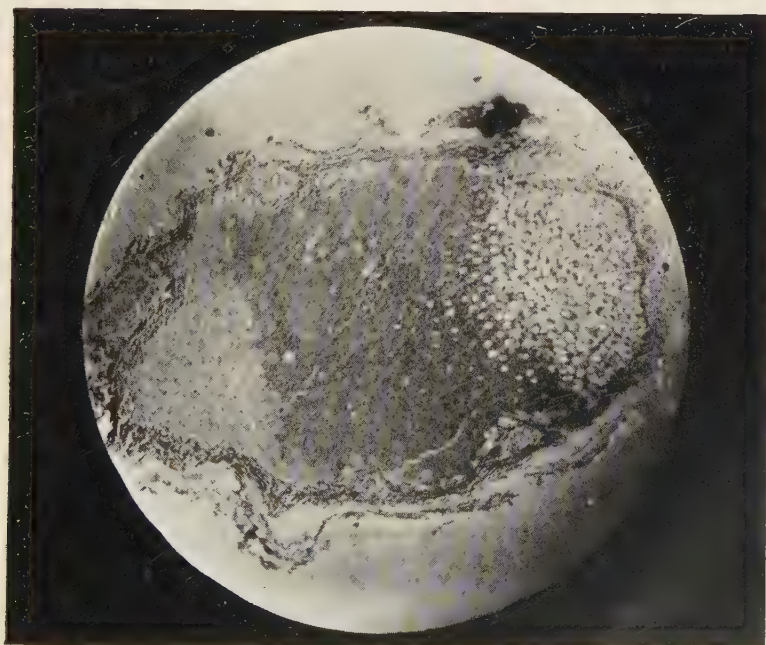
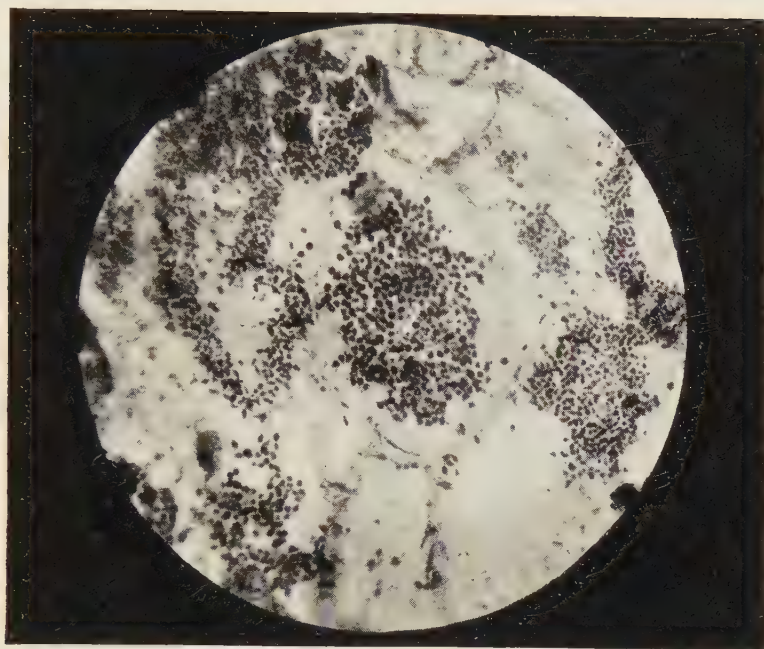
PLANCHE XLIV

Ononis viscosa L.

- A. — Cellules spéciales et intermédiaires, les premières possédant des grains d'amidon et des Bactéries, les secondes seulement des grains d'amidon.

Astragalus glycyphyllos L.

- B. — Coupe longitudinale d'un tubercule. On voit très nettement les trois différentes zones.



DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté.

Zoologie. — Les conditions de vie dans la Mer Noire.

Géologie. — Géologie de la Montagne de Lure.

Vu et approuvé :

Paris, le 22 Mai 1931

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

CH. MAURAIN.

Vu et permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

S. CHARLÉTY.

